

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

RÔMULO DIEGO DE LIMA BEHREND

**Explorando regras de montagem e partição dos componentes da
diversidade da assembleia de peixes**

Maringá
2015

RÔMULO DIEGO DE LIMA BEHREND

**Explorando regras de montagem e partição dos componentes da
diversidade da assembleia de peixes**

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. Luiz Carlos Gomes

Maringá
2015

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

B421e Behrend, Rômulo Diego de Lima, 1982-
Explorando regras de montagem e partição dos componentes da diversidade da
assembleia de peixes / Rômulo Diego de Lima Behrend. -- Maringá, 2015.
66 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

1. Peixes - Comunidades, Ecologia de - Regras de estabelecimento - Planície de
inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes - Assembleias - Impactos ambientais - Planície de
inundação - Alto rio Paraná. 3. Peixes - Assembleias - Biodiversidade - 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

RÔMULO DIEGO DE LIMA BEHREND

**Explorando regras de montagem e partição dos componentes da
diversidade da assembleia de peixes**

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

Prof. Dr. Rodrigo Fernandes
Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFeRSA)

Prof. Dr. Éder André Gubiani
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Prof. Dr. Ângelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dra. Sybelle Bellay
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 20 de março de 2015.

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

Dedico

Aos meus pais, Maria Sueli de Lima e Edmund Behrend e a minha irmã Fabiola de Lima Behrend, que mesmo distantes à tantos anos, sempre me incentivaram a buscar os meus sonhos e nunca desistir e a minha esposa Juliana de Moraes Vila Real Behrend que esteve sempre me dando força e me motivando nos momentos difíceis...

AGRADECIMENTOS

Esse trabalho não resulta apenas do meu esforço individual, mas sim de significativas contribuições que recebi durante minha trajetória até aqui, ao trabalhar com pessoas em diferentes instituições.

Eu gostaria de agradecer de uma forma geral a todos que de alguma maneira me ajudaram durante esse momento de grande crescimento pessoal e científico que foi o doutorado.

Em especial, a Deus que pela sua presença, luz e força, que sempre me abençoa e capacita para a realização dos meus planos e objetivos.

Aos meus pais, que sempre me deram todo tipo de apoio e me incentivaram a estudar. Sem eles, nada disso seria possível.

À minha esposa, Juliana, que foi grande companheira durante o fim da graduação, o mestrado e o doutorado, me apoiando sempre.

Ao meu prezado professor e orientador Dr. Luiz Carlos Gomes, pelo seu incentivo, dedicação e por proporcionar oportunidades de crescimento acadêmico. Obrigado pela paciência e parceria.

À Salete e ao João, por todo auxílio prestado na Biblioteca. Sou imensamente grato ao serviço de vocês.

Aos membros da banca, Dr. Rodrigo Fernandes (UFERSA), Dr. Éder André Gubiani (Unioeste), Dr. Angelo Antonio Agostinho (UEM) e Dra. Sybelle Bellay (UEM) por aceitarem o convite para avaliação desta tese e pelas valiosas sugestões.

Ao CNPq, pela bolsa de estudos durante o doutorado.

Ao PEA pelo suporte logístico e o apoio financeiro em congressos.

Aos amigos do Laboratório de Ictiologia: Igor, Hugo, Daniel, Taise, Karina pelas discussões e risadas compartilhadas.

Ao Jaime pela confecção do mapa do rio Iguaçu.

Ao Celsão, seu Ni, Valdenir, Tião, Tuti, João Dirço, Chiquinho, Tato e Gazo por todo aprendizado nas saídas a campo. Pessoas sensacionais.

A todos os Professores de ensino fundamental, médio, graduação e pós-graduação, que compartilharam seu conhecimento sempre com muito entusiasmo.

“Só há duas maneiras de viver a vida: a primeira é vivê-la como se os milagres não existissem. A segunda é vivê-la como se tudo fosse milagre.”

Albert Einstein

Explorando regras de montagem e partição dos componentes da diversidade da assembleia de peixes

RESUMO

Um dos mais fascinantes desafios em ecologia e biologia da conservação é entender os fatores que determinam padrões na distribuição e coocorrência das espécies. Em geral, tal entendimento é realizado por meio de estudos taxonômicos e funcionais de assembleias de espécies. Os atributos funcionais das espécies, ao fornecer informações sobre o uso de recursos e requerimentos de *habitat* de espécies, tem o potencial de esclarecer os processos que governam esses padrões em escala local, regional e continental. Com os atributos funcionais pode-se também avaliar as mudanças no traços das espécies ao longo do tempo e espaço através de métricas de dissimilaridade funcional, ou seja, diversidade beta funcional. Diante disso, esta tese de doutorado visou explorar: (i) regras de montagem e (ii) partição dos componentes da diversidade da assembleia de peixes uma planície de inundação neotropical. Inicialmente, foram amostrados 9 locais ao longo de 12 anos, e posteriormente foram amostrados 20 locais trimestralmente em 2000, 2001, 2010 e 2011. Os principais padrões demonstrados foram que há diferentes processos de estabelecimento de assembleias de peixes atuando na planície de inundação do alto Rio Paraná. Além disso, quando se avalia que um determinado processo ocorre num ambiente, é necessário ter cautela, pois a escala pode mascarar o real processo que a assembleia está passando para se estabelecer. Adicionalmente, descrever os padrões espaciais da diversidade beta taxonômica e funcional e analisar seus determinantes é fundamental para avaliar suas tendências temporais no contexto de mudanças ambientais naturais ou antropogênicas. Nesse sentido, o componente *turnover* foi o principal responsável pela mudança na diversidade beta de peixes de planícies de inundação; e a diversidade beta taxonômica e funcional mudou no espaço e no tempo, principalmente devido as alterações ambientais. Isto seria um indicativo de que os filtros ambientais são importantes, como regras de estabelecimento, na estruturação das características funcionais de peixes na planície de inundação. Enfim, as duas abordagens, funcional e taxonômica, capturam diferentes aspectos da biodiversidade, e proveem mecanismos complementares para entender os impactos humanos sobre os ecossistemas do mundo. Assim, estudos futuros de peixes, em planícies de inundação e em outros ecossistemas aquáticos, necessitam testar se as mudanças nos padrões de diversidade taxonômica seguem mudanças na diversidade funcional e avaliar como os componentes da diversidade beta respondem as mudanças bióticas e abióticas.

Palavras-chave: Diversidade beta funcional. Diversidade beta taxonômica. Filtro ambiental. Modelos nulos. Similaridade limitante.

Exploring assembly rules and partitioning components of beta diversity of fish assemblage in a neotropical floodplain

ABSTRACT

One of the most fascinating challenges in ecology and conservation biology is understanding the factors that determine patterns on species distribution and cooccurrence. Generally, this understanding occurs through taxonomic studies of species assemblage. However, functional attributes of species provide informations about resources use and requirement of species *habitat*, and so it has potential to elucidate processes that govern these patterns in local, regional and continental scales. Furthermore, with functional attributes it is also possible to assess changes in species traits along time and space using metrics of functional dissimilarity, i.e., functional β -diversity. So, this thesis aimed to explore: (i) assembly rules and (ii) partitioning components of β -diversity of fish assemblage in a Neotropical floodplain. Initially, nine environments were sampled quarterly over 12 years (2000-2011), and posteriorly twenty environments were sampled quarterly in years 2000, 2001, 2010 and 2011. This thesis demonstrated that there are distinct assembly processes of fish assemblage acting in the upper Paraná river floodplain. Moreover, when it is assessed that a specific assembly process occurs in the environment, it is need to be cautious, because scale can mask the actual process that the assemblage is going to settle down. Additionally, describing spatial patterns of functional and taxonomic β -diversity and analysing their determinants is fundamental to assess their temporal tendencies in the context of environmental changes induced naturally or not. In this sense, turnover component was the main responsible by changes in β -diversity of fish in floodplain, and functional and taxonomic β -diversity varied in space and time, mainly due to environmental alterations. That would be an indicative of environmental filters are important as assembly rules on structuring of functional characteristics of fishes in floodplain. Finally, both approaches, functional and taxonomic, capture different aspects of biodiversity and provide complementary mechanisms to understand human impacts over world ecosystems. Thus, future studies of fish assemblages, in floodplain and other aquatic ecosystems, need to test if changes in patterns of taxonomic diversity follow changes in functional diversity and to evaluate how two components of β -diversity respond to biotic and abiotic changes.

Keywords: Assembly rules. Environmental filter. Functional β -diversity. Limiting similarity. Null models. Taxonomic β -diversity.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas

Functional Ecology .

Disponível em:

<http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/%28ISSN%291365-2435>

e

Freshwater Biology.

Disponível em:

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427/homepage/ForAuthors.htm](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.htm)

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	12
REFERÊNCIAS.....	14
2 ENTENDENDO AS REGRAS DE MONTAGEM DA ASSEMBLEIA DE PEIXES DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL.....	16
Resumo.....	16
<i>Abstract.....</i>	<i>17</i>
2.1 INTRODUÇÃO.....	18
2.2 MATERIAL E MÉTODOS..	20
2.2.1 <i>Área de Estudo.....</i>	<i>20</i>
2.2.2 <i>Variáveis ambientais.....</i>	<i>22</i>
2.2.3 <i>Amostragem de peixes.....</i>	<i>23</i>
2.2.4 <i>Análise de dados.....</i>	<i>24</i>
2.3 RESULTADOS.....	25
2.4 DISCUSSÃO.....	30
REFERÊNCIAS.....	34
3 PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS DE DIVERSIDADE BETA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DA FAUNA DE PEIXES DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL.....	39
Resumo.....	39
<i>Abstract.....</i>	<i>40</i>
3.1 INTRODUÇÃO.....	41
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	43
3.2.1 <i>Área de Estudo.....</i>	<i>43</i>
3.2.2 <i>Variáveis ambientais.....</i>	<i>44</i>
3.2.3. <i>Amostragem de peixes.....</i>	<i>46</i>
3.2.4 <i>Análise de dados.....</i>	<i>47</i>
3.3 RESULTADOS.....	48
3.4 DISCUSSÃO.....	50
REFERÊNCIAS.....	54
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	58

APÊNDICE 1 - Média \pm desvio-padrão das variáveis ambientais da planície	59
APÊNDICE 2 - Descrição dos seis traços funcionais e das 21 categorias de traços.....	60
APÊNDICE 3 - Média \pm desvio-padrão das variáveis ambientais dos	65

1 INTRODUÇÃO GERAL

Um dos mais fascinantes desafios em ecologia e biologia da conservação é entender os fatores que determinam padrões na distribuição e coocorrência das espécies. Em geral, tal entendimento é realizado por meio de estudos taxonômicos de assembleias de espécies. No entanto, os atributos funcionais das espécies, ao fornecer informações sobre o uso de recursos e requerimentos de *habitat*, tem o potencial de esclarecer os processos que governam esses padrões em escala local, regional e continental e começaram a ser utilizados mais frequentemente para compreender os padrões supracitados (Lavorel & Garnier 2002; McIntyre *et al.* 1999; Wright *et al.* 2002, 2005; Mason *et al.* 2007). Em particular, características funcionais podem agir como indicadores dos mecanismos que contribuem para a taxa de renovação na composição de espécies entre comunidades locais (Leclerc & DesGranges 2005, Villeger *et al.* 2012, 2013) e dos processos que governam a coocorrência de espécies dentro das comunidades locais (Silvertown 2004; Villeger *et al.* 2012, 2013), ou seja, padrões de diversidade funcional podem revelar regras de estabelecimento baseadas nos traços funcionais (Arrington *et al.* 2005; Mason *et al.* 2007; Villeger *et al.* 2012). As regras de estabelecimento são processos ecológicos impostos sobre um banco regional de espécies, que determinam a estrutura das comunidades e definem os padrões no espaço e tempo desse estabelecimento (Keddy 1992). Tais processos ecológicos podem ser impostos por filtros ambientais, similaridade limitante (filtros de nicho) ou neutralidade.

Os filtros de nicho (filtros ambientais) assumem que espécies coexistentes são mais similares uma a outra do que se esperaria ao acaso, pois as condições ambientais agem como um filtro permitindo um pequeno espectro de espécies sobreviver (Zobel, 1997). Por outro lado, a similaridade limitante assume a coexistência estável de espécies mais dissimilares funcionalmente, pois em geral as espécies estão em competição e a competição é maior entre espécies que são mais similares (MacArthur & Levins, 1967). Além deles, a teoria neutra, proposta por Hubbell (2001), afirma que espécies coexistem e persistem em um sistema independentemente de seus traços, pois indivíduos e espécies são equivalentes.

Ademais, também pode-se utilizar os traços das espécies para avaliar mudanças ao longo do tempo ou do espaço, através de métricas de dissimilaridade funcional, ou seja, diversidade beta funcional (Swenson *et al.*, 2012). Embora a diversidade beta tenha sido mais frequentemente estudada ao nível de taxon, como originalmente sugerido

(Whittaker 1960), há uma grande demanda para entender o componente funcional da variação da comunidade (Swenson 2011). A diversidade beta é um componente chave de biodiversidade, uma vez que medir se comunidades compartilham espécies similares é crucial para entender as forças que estão agindo para estruturar a comunidade em múltiplas escalas espaciais (Krasnov et al. 2010; Qian, 2009; Villeger et al. 2013). A diversidade beta pode ser performada por dois processos distintos: substituição de espécies e perda ou ganho de espécies (Williams, 1996; Baselga, 2007, 2010; Carvalho et al. 2012). Desvendar a contribuição desses dois componentes é fundamental para entender como as comunidades reagem a mudanças espaciais, ambientais e regionais.

Os sistemas rios-planície de inundação, que experimentam cheias sazonais prolongadas, são ambientes apropriados para testar modelos alternativos de estabelecimento (montagem) de comunidades (Arrington *et al.* 2005; Gerisch *et al.* 2012) e de diversidade beta funcional. A cheia (pulso de inundação) é uma força direcionadora na distribuição espacial e temporal de organismos (Junk *et al.* 1989; Renofalt *et al.* 2005), assim como nas estratégias de história de vida dos mesmos (Lytle & Poff 2004; Vasconcelos *et al.* 2014a & b). É, portanto, um processo chave que afeta os atributos funcionais e taxonômicos de assembleias de espécies em planícies de inundação (Lambeets *et al.* 2008; Gerisch *et al.* 2012), em especial a assembleia de peixes.

As assembleias de peixes que habitam planícies de inundação proveem uma oportunidade única para investigar regras de estabelecimento e partição da diversidade beta funcional, pois (i) os traços funcionais dos peixes já têm contribuído para a identificação de mecanismos subjacentes da estrutura da comunidade; (ii) as assembleias de peixes em planícies de inundação geralmente apresentam elevada riqueza (número) de espécies (Agostinho *et al.*, 2000, 2004; Fernandes *et al.*, 2009) e tais assembleias são necessárias para implementar modelos nulos de estrutura de comunidade (Fernandes *et al.* 2009; Ortega *et al.* 2015); e (iii) planícies de inundação apresentam alta variabilidade nas condições ambientais que frequentemente conduzem a uma alta taxa de renovação de espécies através do espaço e do tempo.

A fundamentação teórica apresentada nesta introdução geral visa demonstrar todos os aspectos envolvidos na construção desta tese. De forma geral, este estudo buscou avaliar a estrutura funcional da assembleia de peixes da planície de inundação do alto Rio Paraná, usando dados abióticos e de amostragem de peixes de 2000 a 2012.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Vera, C.V.M. & Winemiller, K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná river floodplain. (Eds B. Gopal, W.J. Junk & J.A. Davis) *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation.*, pp. 89-118. Backhuys Publishers, Leiden.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S. & Okada, E.K. (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.
- Arrington, D.A., Winemiller, K.O. & Layman, C.A. (2005) Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, **144**, 157-167.
- Baselga, A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Sojininen et al. 2007. *Ecography*, **30**, 838-841.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Carvalho J.C., Cardoso P. & Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 760-771.
- Fernandes, R., Gomes, L.C., Pelicice, F.M. & Agostinho, A.A. (2009). Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes*, **85**, 99-108.
- Gerisch, M., Dziöck, F., Schanowski, Arno, Ilg C. & Henle K. (2012) Community resilience following extreme disturbances: the response of ground beetles to a severe summer flood in a central european lowland stream. *River Research and Applications*, **28**, 81-92.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University, Princeton.
- Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. (Ed. D.P. Dodge) *Proceedings of the International Large River Symposium*. Ottawa: Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, **106**, 110-127.
- Krasnov, B.R., Mouillot, D., Shenbrot, G.I., Khokhlova, I.S., Vinarski, M.V., et al. (2010) Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most? *International Journal for Parasitology*, **40**, 807-817.
- Lambeets, K., Vandegheuchte, M.L., Maelfait, J.P. & Bonte, D. (2008) Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1162-1174.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Leclerc, J. & DesGranges, J.L. (2005) Exploratory multiscale analysis of the fish assemblages and *habitats* of the lower St. Lawrence River, Quebec, Canada. *Biodiversity Conservation*, **14**, 1153-1174.
- Lytle, D.A. & Poff, N.L. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 94-100.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.
- Mason, N.W.H., Lanoiseleé C., Mouillot, D., Irz, P. & Argillier C. (2007) Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, **153**, 441-452.

- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1999) Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 621–630.
- 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.
- Qian H. (2009) Global tests of regional effect on species richness of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecography*, **32**, 553–560.
- Renofalt, B.M., Nilsson, C. & Jansson, R. (2005) Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography*, **32**, 2025–2037.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 605–611.
- Swenson, N.G. (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany* **98**, 472–480.
- Swenson, N.G., Stegen, J.C., Davies, S.J., Erickson, D.L., Forero-Montana, J., Hurlbert, A.H., *et al.* (2012) Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology* **93**, 490–499.
- Vasconcelos, L. P., Alves, D.C. & Gomes, L.C. (2014a) Spatial and temporal variations among fish with similar strategies: patterns of reproductive guilds in a floodplain. *Hydrobiologia*, **726**, 213–228.
- Vasconcelos, L. P., Alves, D.C. & Gomes, L.C. (2014b) Fish reproductive guilds downstream of dams. *Journal of Fish Biology*, **85**, 1489–1506.
- Villéger, S., Grenouillet & G. Brosse S. (2013) Decomposing functional b-diversity reveals that low functional b-diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 671–681.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernandez, D.F., Mouillot D. (2012) Low Functional β -Diversity Despite High Taxonomic β -Diversity among Tropical Estuarine Fish Communities. *Plos One*, **7**, e40679.
- Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 280–338.
- Williams, P.H. (1996) Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**, 579–588.
- Wright, I.J., Westoby, M. & Reich, P.B. (2002) Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor *habitats* has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, **90**, 534–543.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K. *et al.* (2005) Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* **14**, 411–421.
- Zobel, M. (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 266–269.

2 ENTENDENDO AS REGRAS DE MONTAGEM DA ASSEMBLEIA DE PEIXES DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

As regras de montagem são processos ecológicos impostos sobre um banco regional de espécies, que determinam a estrutura das comunidades. Os processos mais frequentemente investigados e considerados responsáveis pela estruturação das assembleias ecológicas são: filtros ambientais, similaridade limitante e teoria neutra. Este estudo visou testar a ligação entre padrões de diversidade funcional e teorias de coexistência de espécies em distintos períodos hidrológicos (águas altas e baixas) em uma planície de inundação. Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses: i) a estrutura da diversidade funcional de peixes em águas altas é estabelecida ao acaso (neutra), pois o pulso de inundação aumenta a conexão entre *habitats*, o espaço para colonizadores e a disponibilidade de refúgio e recursos; ii) a estrutura da diversidade funcional de peixes em águas baixas é estruturada pela similaridade limitante, pois há maior efeito das interações bióticas que dos fatores abióticos nesse período hidrológico. Foi também avaliado se os processos de estabelecimento são afetados pela escala observada (meso: subsistemas; micro: locais). As amostragens de peixes foram realizadas em nove ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, trimestralmente, no período de 2000 a 2011. Para cada espécie, foram coletadas as informações de seis traços funcionais: categoria trófica, uso do *habitat*, estratégia reprodutiva, tipo de desova, fecundidade, migração. A partir desses dados foi calculada a estrutura funcional da assembleia de peixes e, posteriormente, testado o processo de estabelecimento da assembleia de peixes usando modelos nulos. Os resultados evidenciaram que no período de águas altas as comunidades foram estabelecidas ao acaso nas distintas escalas. Por outro lado, o processo de estabelecimento da assembleia de peixes no período de águas baixas diferiu com a escala. Quando foi considerada a meso escala, a assembleia de peixes foi estruturada por filtros ambientais no subsistema Paraná, por similaridade limitante no Ivinhema e ao acaso no Baía. Quando foi considerada a microescala, as estações localizadas no subsistema Paraná mantiveram o estabelecimento por filtros ambientais, as do Ivinhema pela similaridade limitante enquanto que aquelas do Baía apresentaram a tendência de estruturação ao acaso. Portanto, conclui-se que há diferentes processos ecológicos determinando a estrutura da assembleias de peixes nessa planície de inundação nos diferentes períodos hidrológicos.

Palavras-chave: Biodiversidade. Modelo nulo. Regras de montagem. Similaridade limitante. Teoria neutra.

UNDERSTANDING ASSEMBLY RULES OF FISH ASSEMBLAGE IN A NEOTROPICAL FLOODPLAIN

ABSTRACT

Assembly rules are ecological processes impose on regional pool of species, which determine the structure of communities. The most often processes investigated and held responsible for structuring of ecological assemblages are: environmental filtering, limiting similarity and neutral theory. This study aimed at testing the link among patterns of functional diversity and theory of species coexistence in distinct hydrological periods (high and low water) in a floodplain. For that, the following hypothesis were tested: i) the structure of functional diversity of fishes in high water is assembled at random (neutral), because the flood pulse increase connection among *habitats*, space for colonizers and availability of refuge and resources; ii) the structure of functional diversity of fishes in low water is assembled by limiting similarity, because there is a greater effect of biotic interactions than abiotic factors in this hydrological period. It was also assessed if the assembly processes are affected by observed scale (mesoscale: subsystems; microscale: local). Fish sampling were carried out in nine environments of the upper Parana River floodplain. For each species, informations of six traits were collected: trophic category, spawning type, fecundity, migration. From these data, functional structure of fish assemblage was calculated and, posteriorly, tested assembly rules using null models. Results evidenced which in high water periods, assemblages were assembled at random in distinct scales. On the other hand, assembly process of fish assemblage on the low water periods differed with the scale. When it was considered mesoscale, fish assemblage was structured by environmental filters on the Subsystem Paraná, by limiting similarity on the Ivinhema, and at random on the Baia. When it was considered microscale, environments located on the Subsystem Paraná kepted the assembling by environmental filters, the ones located on Ivinhema by limiting similarity, and the ones on Baia presented tendency of structuring at random. Therefore, it is concluded that there are different ecological processes determining the structure of fish assemblages on this floodplain in distinct hydrological periods.

Keywords: Biodiversity. Null model. Assembly rules. Limiting similarity. Neutral theory.

2.1 INTRODUÇÃO

As regras de montagem ou regras de estabelecimento de assembleias são processos ecológicos impostos sobre um banco regional de espécies, que determinam a estrutura das comunidades e definem os padrões no espaço e no tempo desse estabelecimento (Keddy 1992). Nas duas últimas décadas, as regras de montagem têm recebido grande atenção dos ecólogos, em que filtros ambientais e a similaridade limitante são considerados responsáveis pela estruturação das assembleias ecológicas (e.g. Weiher & Keddy 1995; Webb *et al.* 2002; Pausas & Verdú 2010).

Para os filtros ambientais (também chamados de filtros de nicho) é assumido que espécies coexistentes são mais similares do que esperado ao acaso, porque condições ambientais permitem que um estreito espectro de traços persista (Zobel 1997). Por outro lado, o princípio da similaridade limitante (MacArthur & Levins 1967) assume a coexistência de espécies funcionalmente distintas. Além desses, outro processo relacionado ao estabelecimento de comunidades é o da neutralidade (Hubbell 2001), que infere que espécies coexistem e persistem, em um sistema, independentemente de seus traços, uma vez que indivíduos e espécies são equivalentes. Alguns estudos recentes sugerem que esses três mecanismos podem coocorrer simultaneamente e confundir os padrões de estabelecimento das espécies (Helmus *et al.* 2007), ou podem ocorrer sequencialmente ao longo de um gradiente ambiental (Mason *et al.* 2007).

Até pouco tempo atrás, as regras de montagem eram testadas por meio de modelos nulos, usando estudos taxonômicos de assembleias de espécies. No entanto, os atributos funcionais das espécies, ao contribuir com informações sobre o uso de recursos e requerimentos de *habitat*, tem o potencial de esclarecer os processos que governam esses padrões e, dessa forma, vem sendo utilizados juntamente com os estudos taxonômicos para testar os processos ecológicos que estruturam as espécies (Lavorel & Garnier 2002; McIntyre *et al.* 1999; Wright *et al.* 2002, 2005; Mason *et al.* 2007). A diversidade funcional, que estima as diferenças entre os organismos a partir de atributos funcionais, é um componente da biodiversidade que busca medir a extensão das diferenças ecológicas entre as espécies de uma assembleia (Díaz & Cabido 2001; Hooper *et al.* 2002) e, portanto, pode ajudar a compreender os padrões de coocorrência de espécies e as regras de montagem dirigidas por características funcionais (Petchey *et al.* 2007; Gómez *et al.* 2010; Safi *et al.* 2011; Sobral & Cianciaruso, 2012).

Os sistemas rios-planície de inundação, que experimentam cheias sazonais prolongadas, são ambientes apropriados para testar modelos alternativos de estabelecimento (montagem) de comunidades (Arrington *et al.* 2005; Gerisch *et al.* 2012). Isso porque a cheia é uma força direcionadora na distribuição espacial e temporal de organismos (Junk *et al.* 1989; Renofalt *et al.* 2005), assim como nas estratégias de história de vida dos mesmos (Lytle & Poff 2004; Vasconcelos *et al.* 2014a & b). É, portanto, considerada um processo chave que afeta os atributos funcionais e taxonômicos de assembleias de espécies em planícies de inundação (Lambeets *et al.* 2008; Gerisch *et al.* 2012).

Em rios de inundação tropical, como o alto rio Paraná, comunidades associadas com *habitats* estruturalmente complexos são desestabelecidas (águas baixas) e restabelecidas (águas altas) quando os organismos aquáticos repetidamente colonizam novas áreas em resposta a mudanças contínuas, mas graduais do nível da água (Agostinho *et al.* 2000, 2004; Fernandes *et al.* 2009). Assim, um modelo neutro de estabelecimento, relacionado a colonização aleatória e dinâmica de extinção, pode ser suficiente para predizer padrões da assembleia de espécies na escala de fragmentos de *habitat* local (i.e. lagos de inundação). No entanto, se flutuações no nível da água e dinâmica de fragmentos associados, i.e. dispersão de espécies entre ambientes, são suficientemente previsíveis (Arrington *et al.* 2005), o estabelecimento da comunidade em fragmentos de *habitat* também pode ser influenciado por respostas específicas de espécies, por exemplo, através das características de *habitat* (filtros ambientais) e/ou as interações de espécies (similaridade limitante) (Arrington *et al.* 2005).

Análises de padrões de estabelecimento de comunidades em planícies de inundação, como as de peixes em rios tropicais, tem enfatizado associações aleatórias entre espécies e *habitats* em diferentes escalas espaciais (Goulding *et al.* 1988; Arrington *et al.*, 2005; Fernandes *et al.* 2009; Ortega *et al.* 2015). No entanto, estudos sobre a estrutura da assembleia de peixes em rios amazônicos (Cox-Fernandez 1999; Petry *et al.* 2003) e lagos de inundação do rio Orinoco (Rodríguez & Lewis 1997) têm identificado uma estruturação da assembleia de peixes não aleatória em relação as características do ambiente físico, que variam na escala de paisagem.

Diante disso, ao ligar padrões de diversidade funcional com teorias de coexistência de espécies e considerando que os ambientes da planície de inundação se tornam mais similares em período de águas altas e dissimilares em águas baixas (Roberto *et al.* 2009; Thomaz *et al.* 2007), este estudo testou as seguintes hipóteses: i) o

processo de estabelecimento da assembleia de peixes em águas altas, é estabelecido ao acaso, pois o pulso de inundação aumenta a superfície de conexão entre *habitats* (oportunidade para dispersão), o espaço físico para colonizadores e a disponibilidade de refúgio e recursos (Thomaz *et al.* 2007), facilitando a dispersão constante de espécies entre os ambientes; ii) o processo de estabelecimento da assembleia de peixes, em águas baixas, é direcionado pela similaridade limitante. Durante o período de águas baixas, algumas áreas aluviais com maior elevação tornam-se desconectadas de outros corpos de água e organismos aquáticos permanecem confinados dentro desses *habitats* por diferentes períodos de tempo (Lake 2003; Humphries & Baldwin 2003; Fernandes *et al.* 2009). Assim, a aglomeração de indivíduos em pequenos fragmentos aumenta a probabilidade de eventos de extinção, através de estressores abióticos e bióticos (Fernandes *et al.* 2009). Ward *et al.* (1999) classifica esse período como a "fase de interações biológicas", pois o menor espaço físico reduz o tamanho e o número de *habitats* disponíveis, aumenta a densidade de indivíduos e espécies e, conseqüentemente, intensifica interações intra e interespecíficas.

Ademais, se fossem consideradas diferentes escalas de estudo da planície (subsistemas – meso escala; e escala de *habitat* ou locais amostrados – micro escala) para avaliar as regras de estabelecimento da assembleia de peixes é esperado que, em todas as escalas, o estabelecimento das assembleias de peixes seja esperado ao acaso (i.e. teoria neutra) no período de águas altas. No entanto, no período de águas baixas, espera-se que as assembleias de peixes sejam estabelecidas por similaridade limitante (i.e. dispersão funcional) na escala local (microescala) e por filtros ambientais (i.e. agrupamento funcional) na escala de subsistemas (meso).

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O rio Paraná é formado pela união dos rios Grande e Paranaíba na região Centro-Sul do Brasil. Ele é o décimo maior rio do mundo em extensão (4.695 km), com uma área de bacia de $2,8 \times 10^6$ km². O alto rio Paraná representa o terço superior da bacia do Rio Paraná e está localizado dentro do território brasileiro, na maioria do seu trecho (exceto aquele compreendendo o reservatório de Itaipu, que faz limite com o Paraguai).

A bacia do alto rio Paraná tem uma área de drenagem de 891 mil km², correspondendo a 10,5% do Brasil. Esse trecho do rio Paraná apresentava uma ampla

planície de inundação na sua margem direita, antes do fechamento do reservatório de Porto Primavera em 1998 (com 480 km de comprimento e mais de 20 km de largura). Contudo, com o fechamento desse reservatório, localizado no meio do trecho da planície de inundação, houve uma redução da área da planície de inundação, para cerca de 230 km de comprimento. Esse trecho é o único remanescente do alto rio Paraná sem barragem dentro do território brasileiro.

Apesar do grande número de barramentos no alto rio Paraná (mais de 50 grandes represas; Agostinho *et al.* 2008), o regime de cheias, que ocorre de Novembro a Maio, ainda é o principal responsável pela dinâmica das comunidades bióticas (Thomaz *et al.* 2007). Durante o período de águas altas do Rio Paraná, a entrada da água para toda planície começa com a elevação do lençol freático e continua até que haja conexão com os ambientes lênticos, que começa quando o nível do rio alcança 3,5 m. O aumento do nível do rio para 4,5 m leva a entrada da água através dos baixios dos canais fluviais e lagos e inicia a cheia da área do Canal Curutuba e rio Ivinhema. As seções intermediárias do rio Paraná transbordam ao nível de 6,0m e cobrem a maior parte da planície ao nível de 7 m (Souza Filho 2009). Durante a fase de águas altas, alguns pulsos podem ocorrer com amplitudes maior que 2 ou 3 metros. A ocorrência de 2 ou 3 pulsos é comum durante a estação de cheia. Pulsos menores (menores que 0,5 m) ocorrem semanalmente durante a estação seca (Thomaz *et al.* 1992), devido a operação de barragens a montante (Fig. 1). No geral, o nível hidrométrico médio do rio Paraná varia em aproximadamente 2,5 m durante um ciclo sazonal, mas maiores variações ocorrem entre os anos.

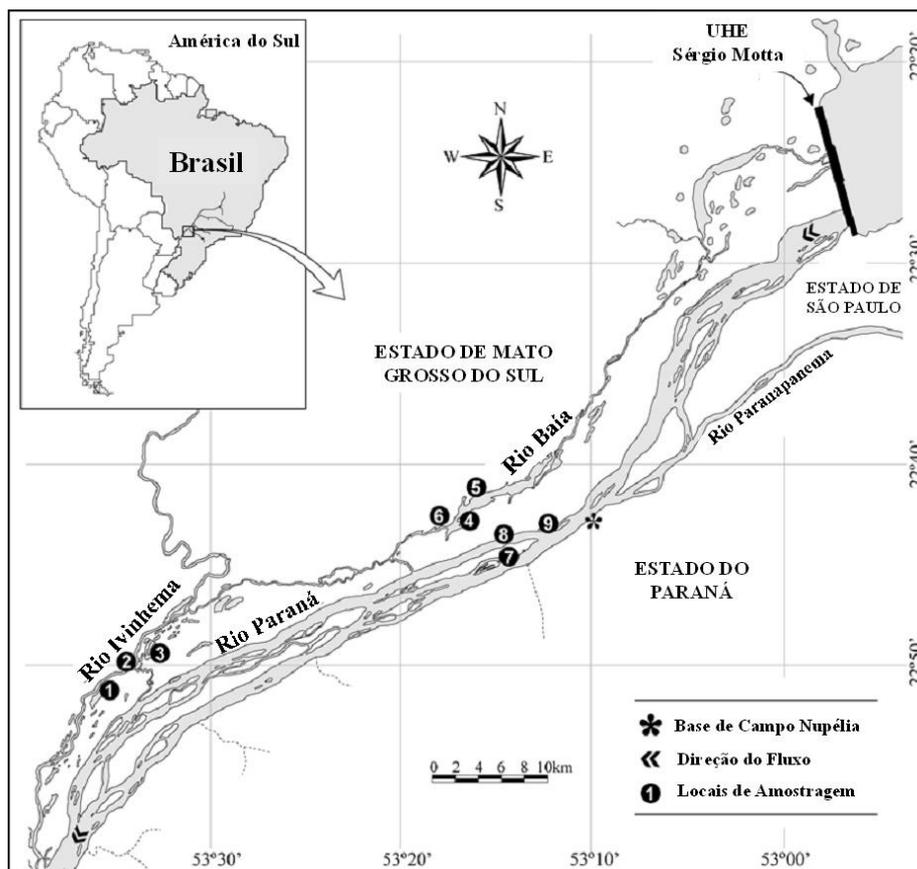


Figura 1. Mapa do Alto rio Paraná com os ambientes onde as amostragens foram realizadas entre 2000 e 2011. 1- Lagoa Ventura; 2 - Rio Ivinhema; 3- Lagoa dos Patos; 4- Lagoa Fechada; 5- Rio Baía; 6- Lagoa Guaraná; 7- Rio Paraná; 8- Ressaco do Pau Véio; 9- Lagoa das Garças.

2.2.2 Variáveis ambientais

Os níveis hidrométricos diários do Rio Paraná foram obtidos junto a Agência Nacional de Águas (ANA). Para esse estudo, foram considerados "águas altas" os períodos nos quais a média dos últimos 30 dias antes da coleta esteve acima de 4,5 metros e águas baixas quando esses valores estiveram abaixo desse valor (Fig. 2). O período de 30 dias é ideal para verificar o estabelecimento de comunidades nos diferentes ambientes.

Além do nível hidrométrico, foram coletadas as seguintes variáveis: oxigênio dissolvido, pH, condutividade, profundidade da lagoa e transparência. Essas coletas foram realizadas, no período de 2000 a 2011 (amostras trimestrais), nos seguintes locais: Lagoa Ventura; Rio Ivinhema; Lagoa dos Patos; Lagoa Fechada; Rio Baía; Lagoa Guaraná; Rio Paraná; Ressaco do Pau Véio; Lagoa das Garças (Fig. 1). A caracterização dos ambientes amostrados estão no Apêndice 1.

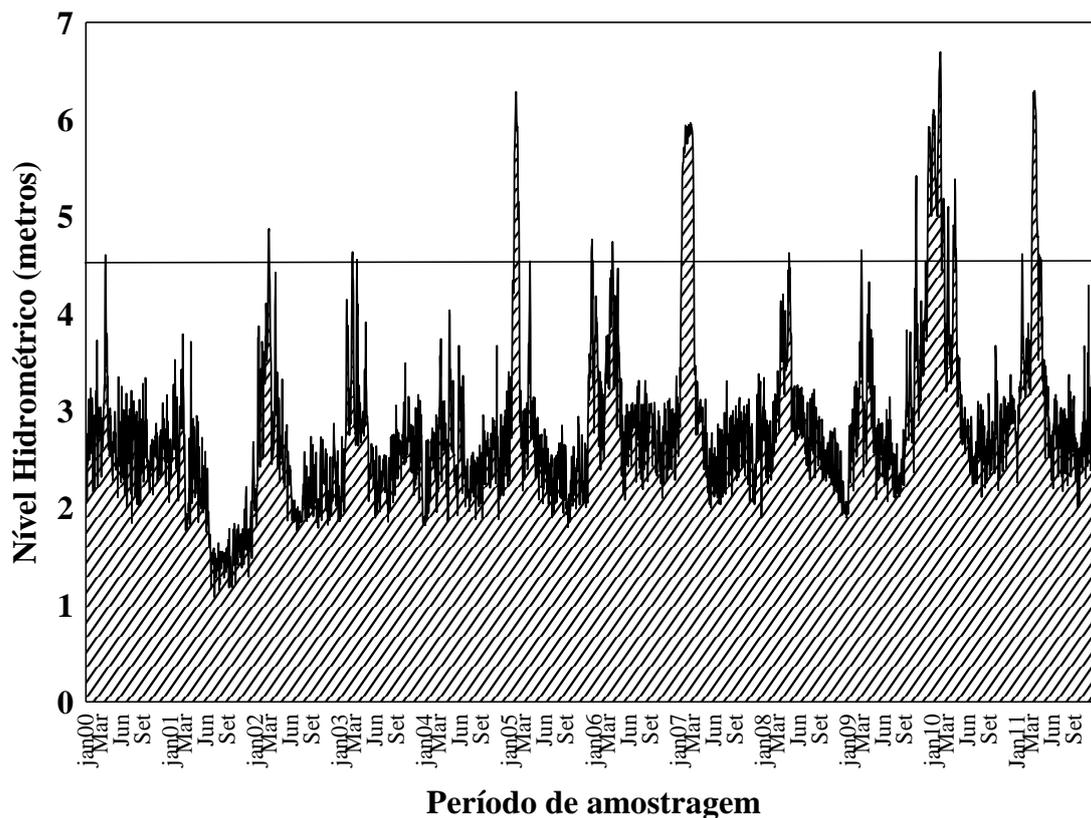


Figura 2. Nível hidrométrico (em metros) do rio Paraná entre os anos de 2000 e 2011. Jan: Janeiro; Mar: Março; Jun: Junho; Set: Setembro.

2.2.3 Amostragem de peixes

As amostragens de peixes foram realizadas em nove ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, trimestralmente, no período de 2000 a 2011 (Fig. 1). Os peixes foram capturados por redes de espera com diferentes malhagens (2,4; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 10; 12; 14; 16 cm entre nós opostos), cada uma com 20 metros de comprimento, instaladas nas margens dos ambientes lênticos (lagoas); e duas baterias de 10 metros instaladas nas margens dos ambientes lóticos (rios). As redes permaneceram expostas nas estações de amostragem por 24 h, com revistas ao amanhecer (8 horas), ao entardecer (16 horas) e à noite (22 horas). A abundância das espécies em cada amostra foi indexada pela captura por unidade de esforço (CPUE; número de indivíduos/1000 m² de rede em 24 h).

Os traços funcionais das espécies foram descritos para retratar seus papéis na assembleia de peixes (ver Tereza & Casatti, 2012, para mais detalhes). Para cada

espécie capturada nos diferentes ambientes amostrados, foram coletadas as informações de seis traços funcionais e 22 categorias de traços funcionais (Apêndice 2):

- i) categorias tróficas (Fugi *et al.* 1996; Hahn *et al.* 2004) - detritívora, herbívora, insetívora, invertívora, onívora, piscívora e planctívora;
- ii) estratégias reprodutivas (Nakatani *et al.* 2003; Suzuki *et al.* 2004; Graça & Pavanelli 2007; Froese & Pauly 2015) - fecundação externa com cuidado parental, fecundação externa sem cuidado parental, fecundação interna;
- iii) tipos de desova: desova parcial e desova total (Nakatani *et al.* 2003; Graça & Pavanelli 2007; Froese & Pauly 2015);
- iv) fecundidade: muito alta (mais de 100 mil ovos por ano); alta (10 a 100 mil ovos por ano), média (mil a 10 mil ovos por ano); baixa (100 a mil ovos por ano) e muito baixa (menos de 100 ovos por ano) (Vazzoler 1996, Nakatani *et al.* 2003), e;
- v) uso do *habitat* (Graça & Pavanelli 2007; Froese & Pauly 2015): bentopelágica, demersal e pelágica;
- vi) migração: migradora e sedentária (Graça & Pavanelli 2007; Froese & Pauly 2015).

2.2.4 Análise dos dados

A diversidade funcional foi calculada a partir de um dendrograma funcional das espécies. A matriz de características funcionais foi padronizada e transformada em matriz de distância, através da distância proposta por Gower (1971), e posteriormente transformada em dendrograma pelo método de agrupamento pela média (UPGMA). A correlação cofenética foi verificada para avaliar quanto da estrutura da matriz de distância foi preservada no agrupamento e, a partir do dendrograma, o cálculo da diversidade funcional foi realizado através do índice de distância média de pares (*mean pairwise distance*, MPD). Esta medida é considerada basal (i.e., que é mais sensível a taxa distantes), porque calcula a distância par-a-par entre cada uma das espécies de uma comunidade (Webb 2000). Análises de variância unifatoriais (Anova One Way) foram utilizadas para testar diferenças entre a diversidade funcional (usando a métrica MPD), e os anos e os períodos hidrológicos estudados. O mesmo foi feito para a diversidade taxonômica, aqui tratada como riqueza de espécies.

Para testar as hipóteses de que a assembleia de peixes eram mais ou menos similares em relação aos traços funcionais do que se esperaria ao acaso, nos diferentes

períodos hidrológicos (águas baixas e altas), foram usados modelos nulos. Dessa forma, foram comparados os valores observados de MPD com o valor médio obtido de 1000 comunidades geradas ao acaso, usando o algoritmo *independent swap*, mantendo a riqueza de espécies e abundância fixas nas comunidades nulas (Gotelli 2000).

Com os resultados dos modelos nulos, o tamanho do efeito padronizado de MPD, também conhecido por *nearest relative index* (NRI) foi calculado da seguinte forma: $NRI = (\text{valor.obs} - \text{valor.rand})/sd$, onde 'valor.obs' é o valor observado correspondente ao MPD das comunidades, 'valor.rand' é o valor médio de MPD para as comunidades aleatorizadas, e 'sd' é o respectivo desvio padrão para os 1000 valores das comunidades aleatorizadas. Valores de NRI maiores que zero indicam agrupamento funcional (espécies similares funcionalmente, indicando filtros ambientais; redundância funcional) e, quando são menores que zero, indicam dispersão funcional (espécies dissimilares funcionalmente, indicando similaridade limitante; complementaridade funcional) (Gómez *et al.* 2010). Teste t foi aplicado para testar se os tamanhos dos efeitos padronizados ou NRI eram, em média, significativamente diferentes do que se esperaria ao acaso (média = 0). Todas as análises foram realizadas através dos pacotes "vegan" (Oksanen *et al.* 2013), "picante" (Kembel *et al.* 2014) e "FD" (Laliberté & Shipley 2011) do software R (R Development Core Team 2010).

2.3 RESULTADOS

Durante o período estudado, foram capturadas 125 espécies de peixes, pertencentes a oito ordens, 29 famílias e 80 gêneros. Em média, foram registradas 21,2 ($\pm 6,63$) espécies nos períodos de águas baixas e 23,8 ($\pm 8,36$) espécies nos períodos de águas altas, com uma média total de 21,5 ($\pm 6,88$) espécies por amostra.

Não foram observadas diferenças entre MPD ($F = 0,31$; $p = 0,57$) da assembleia de peixes em águas altas e em águas baixas (Fig. 3A), embora foi verificada diferença significativa na diversidade taxonômica ($F = 5,59$; $P < 0,01$) (Fig. 3B). Portanto, o distúrbio representado pela cheia intensa não reduziu significativamente a diversidade funcional das assembleias de peixes de planície de inundação. Ambas as métricas tiveram elevada variabilidade nos períodos de águas altas (Fig. 3). Além disso, foi verificada relação positiva, como esperado, entre as diversidades funcional e

taxonômica, sendo que o valor médio da diversidade funcional foi ligeiramente maior nos períodos de águas baixas (Fig. 4).

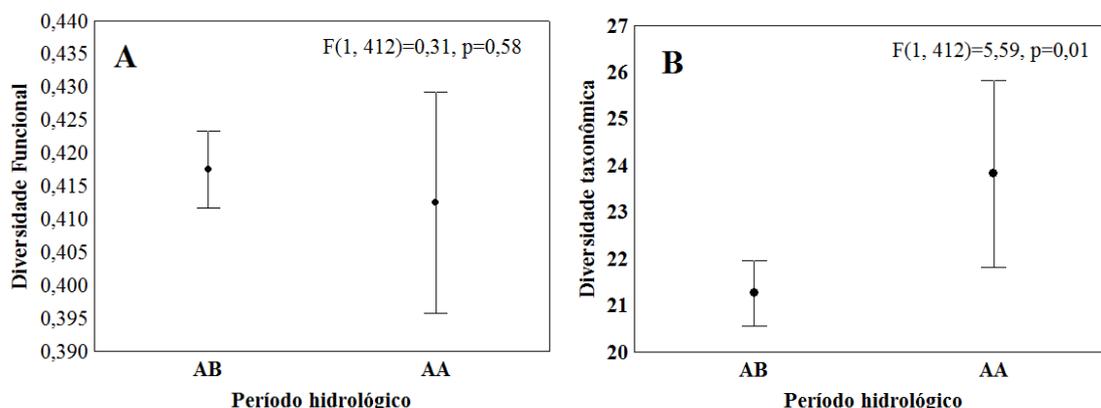


Fig. 3. Média e erro padrão da diversidade de peixes em diferentes períodos hidrológicos. A) Diversidade funcional; B) Diversidade taxonômica. AB = Águas Baixas; AA = Águas Altas.

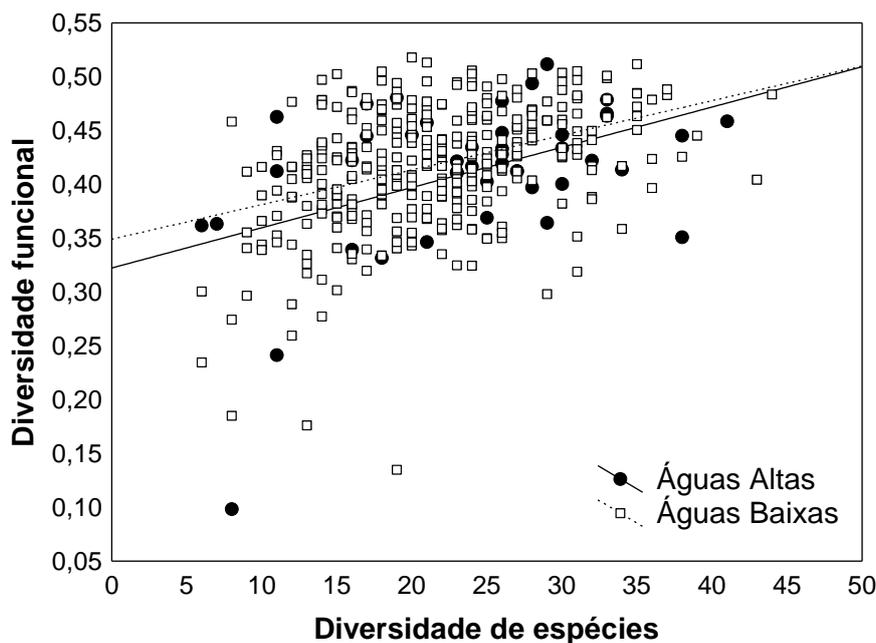


Figura 4. Gráfico de dispersão mostrando a relação entre a diversidade taxonômica e a diversidade funcional de espécies de peixes, nos períodos de águas altas e de águas baixas.

Considerando o processo de estabelecimento das assembleias de peixes nas distintas escalas, foi possível verificar que o processo de estabelecimento desse grupo em águas altas ocorreu de forma aleatória, tanto na meso (subsistema) quanto na micro (estações de amostragem) escalas (Tabela 1; todos os testes t não foram significativos). Na meso escala (subsistemas), o período de águas baixas diferiu daquele encontrado em

águas altas. No subsistema Paraná, a diversidade funcional da assembleia de peixes em águas baixas foi maior que se esperaria ao acaso (valores de NRI foram diferentes de zero, Fig. 6). Assim, foram encontradas evidências de agrupamento funcional, que daria suporte ao fato de filtros ambientais operando sobre a assembleia de peixes, na meso escala. Isso indica que espécies coexistentes tendem a ser ecologicamente mais similares, pois as condições ambientais agem como um filtro permitindo somente estreito espectro de traços.

No subsistema Baía, a diversidade funcional da assembleia de peixes em águas baixas foi igual ao esperado ao acaso (valores de NRI não foram diferentes de zero, Fig. 6). Assim, não foi encontrada evidência de agrupamento ou dispersão funcional, que daria suporte a existência de filtros ambientais e similaridade limitante na assembleia de peixes, respectivamente. Isso indica que as espécies foram estabelecidas ao acaso (teoria neutra) no que diz respeito aos seus traços em todas as amostras, independentemente da ocorrência ou não da cheia.

Por fim, no subsistema Ivinhema, a diversidade funcional da assembleia de peixes em águas baixas foi maior que o esperado ao acaso (valores de NRI foram diferentes de zero, Fig. 6). Assim, foi verificada evidências de dispersão funcional, que da suporte a similaridade limitante na assembleia de peixes. Isso indica que há coexistência estável de espécies menos similares ecologicamente.

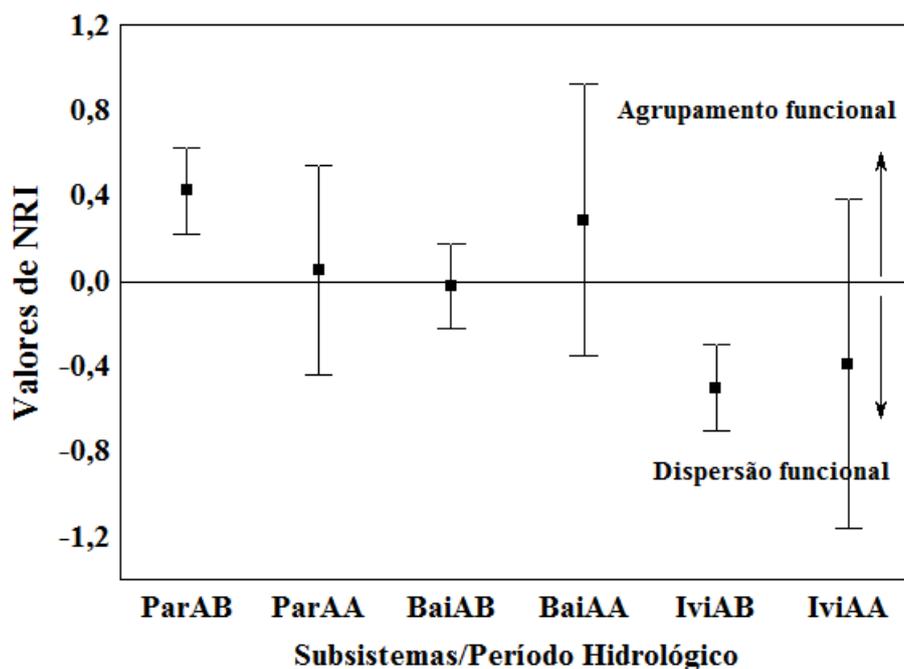


Figura 6. Valores médios e intervalo de confiança (95%) do efeito do tamanho padronizado da diversidade funcional (NRI - índice do vizinho mais próximo) em assembleias de peixes de planície de inundação aplicado na escala de subsistema. Valores de diversidade funcional foram maiores que o esperado ao acaso no Subsistema Paraná (agrupamento funcional), iguais ao esperado ao acaso no Baía e menores que esperado ao acaso no Ivinhema (dispersão funcional). Par = Paraná; Bai = Baía; Ivi = Ivinhema; AB = Águas Baixas; AA=Águas Altas.

Da mesma forma que evidenciado na meso escala (subsistemas), o processo de estabelecimento da assembleia de peixes no período de águas baixas, na micro escala (estações de amostragem), diferiu daquele encontrado em águas altas. As estações localizadas no subsistema Paraná mantiveram a tendência de agrupamento funcional, enquanto que aquelas do Baía apresentaram a tendência de estruturação da assembleia de peixes ao acaso (Fig. 7). Contudo, no subsistema Ivinhema, as estações Lagoa dos Patos e Lagoa Ventura apresentaram a diversidade funcional da assembleia de peixes, em águas baixas, menor que o esperado ao acaso (dispersão funcional), mas a estação localizada no rio Ivinhema pareceu ser estruturada ao acaso (Tabela 1).

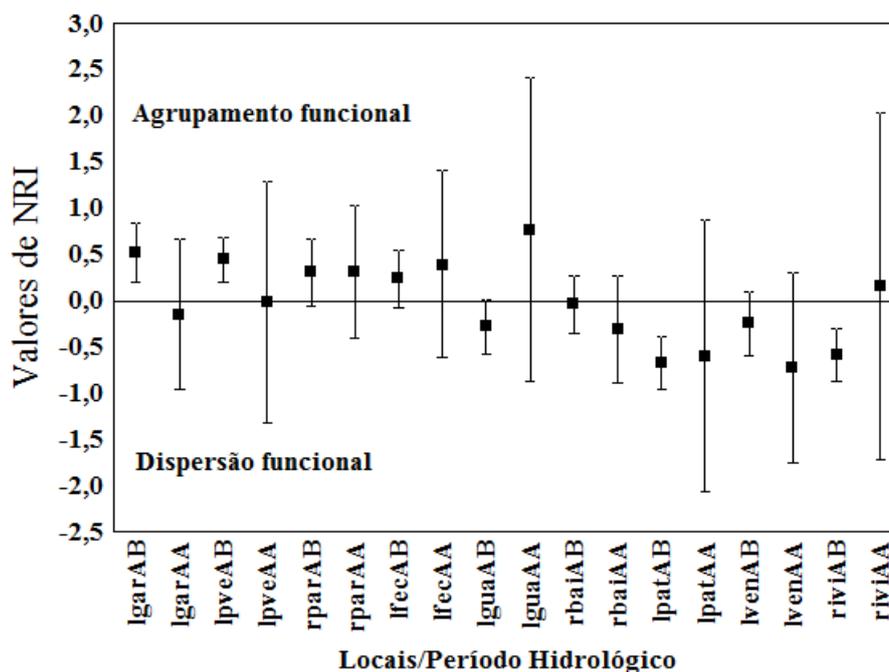


Figura 7. Valores médios e intervalo de confiança (95%) do efeito do tamanho padronizado de diversidade funcional (NRI - índice do vizinho mais próximo) em assembleias de peixes de planície de inundação aplicado na micro escala (estações de amostragem). Valores de diversidade funcional foram maiores que o esperado ao acaso no Subsistema Paraná (agrupamento funcional), iguais ao esperado ao acaso no rio Baía e menores que esperado ao acaso no rio Ivinhema (dispersão funcional). Par = Paraná; Bai = Baía; Ivi = Ivinhema; AB = Águas Baixas; AA = Águas Altas.

Tabela 1. Sumário dos testes-t para uma amostra, feitos para verificar a significância dos desvios do índice NRI (índice do vizinho mais próximo) de uma expectativa nula (média=0). NRI positivo e significativo indica agrupamento funcional (valores positivos). NRI negativo e significativo indica dispersão funcional (valores negativos). IC.min: é o intervalo de confiança inferior (2,5%) e o IC.max é o intervalo de confiança superior (97,5%). AA=Águas Altas; AB= Águas Baixas; Sub=Subsistema; L=Lagoa; R=Rio; Re=Ressaco.

Locais	Índice	Média	IC.min (2.5%)	IC.max (97.5%)	t	P
MESOESCALA						
Sub. Paraná AB	NRI	0,423044	0,245813	0,600274	-4,72524	<0,01
Sub. Paraná AA	NRI	0,050110	-0,413319	0,545327	-0,257457	0,80
Sub. Baía AB	NRI	-0,025273	-0,288823	0,265624	0,284870	0,77
Sub. Baía AA	NRI	0,352278	-0,378922	0,976545	-1,11726	0,28
Sub. Ivinhema AB	NRI	-0,501824	-0,596432	-0,412234	5,649068	<0,01
Sub. Ivinhema AA	NRI	-0,389236	-1,163327	0,392246	1,266357	0,23
MICROESCALA						
L. Garças AB(N=5)	NRI	0,520851	0,194753	0,846950	3,22810	<0,01
Garças AA (N=41)	NRI	-0,148626	-0,956021	0,658770	-0,511089	0,63
Re. Pauveio AB(N=5)	NRI	0,443428	0,197977	0,688879	3,65124	<0,01
Re. Pauveio AA (N=41)	NRI	-0,015837	-1,314079	1,28240	-0,033870	0,97
R. Paraná AB (N=5)	NRI	0,304852	-0,056458	0,666162	1,70527	0,09
R. Paraná AA (N=41)	NRI	0,314792	-0,398925	1,02851	1,22458	0,28
L.						

Fechada AB (N=41)	NRI	0,241907	-0,069865	0,553680	1,56817	0,12
L. Fechada AA (N=5)	NRI	0,390444	-0,620355	1,40124	1,07246	0,34
L. Guaraná AB (N=41)	NRI	-0,27923	-0,575639	0,017170	-1,90	0,06
L. Guaraná AA (N=5)	NRI	0,768756	-0,874088	2,41160	1,29922	0,26
R. Baía AB (N=5)	NRI	-0,038491	-0,347061	0,270079	-0,252108	0,80
R. Baía AA (N=41)	NRI	-0,309075	-0,886737	0,268586	-1,485525	0,21
L. Patos AB(N=5)	NRI	-0,672930	-0,953680	-0,392180	-4,844316	<0,01
L. Patos AA (N=41)	NRI	-0,599013	-2,072760	0,874734	-1,128502	0,32
L. Ventura AB (N=5)	NRI	-0,246360	-0,594549	0,101830	-1,430001	0,160482
L. Ventura AA (N=41)	NRI	-0,728451	-1,762648	0,305745	-1,955629	0,122166
R. Ivinhema AB(N=5)	NRI	-0,505103	-0,803826	-0,206380	-3,405597	<0,01
R. Ivinhema AA (N=41)	NRI	-0,159757	-1,715858	2,03537	0,236485	0,82

2.4 DISCUSSÃO

Nesse estudo foi verificado que os valores de riqueza de espécies (diversidade taxonômica) em águas baixas, embora fossem significativamente menores que os valores de riqueza em águas altas, apresentaram valores equivalentes ao da diversidade

funcional desse período. Esses resultados contrastam com um estudo sobre outro grupo de vertebrados, a comunidade de anuros, que não apresentou diferenças na riqueza, mas uma redução significativa de diversidade funcional em florestas perturbadas (Ernst *et al.* 2006). Então, aparentemente, as assembleias de peixes parecem ser mais resistentes, em termos funcionais, a perturbações, até mesmo se tais perturbações diminuem a riqueza de espécies, como é o caso das assembleias da planície de inundação do alto rio Paraná. Portanto, conforme as expectativas descritas, a cheia não simplificou a estrutura funcional das assembleias de peixes, uma vez que ela não selecionou espécies que eram mais similares em seus traços que o esperado ao acaso.

Com relação às regras de estabelecimento apresentadas pela assembleia de peixes, foi observado que todas as assembleias tiveram diversidade funcional igual a esperada ao acaso em águas altas, independente da escala. Isso suporta uma das principais premissas da teoria neutra, que postula que traços de espécies não são importantes para explicar os padrões de coexistência delas. Nesse caso, dispersão, reprodução e morte são consideradas mais importantes para o estabelecimento das espécies e deve explicar a alta diversidade de espécies nas regiões tropicais (Hubbel 2001, 2006). Em ecossistemas tropicais, que são sujeitos a regimes sazonais de seca e cheia, as assembleias de peixes podem exibir um aumento progressivo na organização seguindo as variações hidrométricas (Arrington *et al.* 2005; Fernandes *et al.* 2009; Ortega *et al.* 2015). Quando a água sobe, no período de cheia, as condições físicas e químicas tendem a se tornar homogêneas (Thomaz *et al.* 2007). Para os peixes em particular, o aumento no nível da água provê um aumento na área disponível para dispersão, desfazendo o processo organizacional para assembleias, ou seja, as assembleias tendem a mostrar um padrão aleatório (Arrington *et al.* 2005; Fernandes *et al.* 2009; Ortega *et al.* 2015). No entanto, a medida que o nível da água diminui, alguns corpos d'água se tornam isolados e os efeitos das interações biológicas sobre a organização da assembleia pode prevalecer, resultando em padrões de agrupamento funcional, possivelmente devido a exclusão de algumas espécies (Fernandes *et al.* 2009).

Quando a planície foi avaliada no período de águas baixas surgiram foram registrados distintos processos de estabelecimento da assembleia de peixes, que variaram com a escala. Quando a meso escala (subsistemas) foi avaliada houve um gradiente de processos de estabelecimento da assembleia de peixes, indo do subsistema Paraná (agrupamento funcional), no Baía (ao acaso) e ao Subsistema Ivinhema

(dispersão funcional). De acordo com Mason *et al.* (2007), esses processos de estabelecimento podem ocorrer sequencialmente ao longo de um gradiente ambiental (Mason *et al.* 2007).

O estabelecimento das espécies de peixes no subsistema do rio Paraná indicou agrupamento funcional. Tal resultado pode ser explicado pela influência de reservatórios ao longo do canal principal do rio Paraná, assim como nos tributários. Os reservatórios filtram traços ecológicos através da modificação considerável nas variáveis ambientais e produtividade, como é o caso da região estudada no rio Paraná (Roberto *et al.* 2009). Como resultado, as espécies de peixes desenvolveram estratégias de história de vida associadas a variações no regime de fluxo natural (Winemiller 1989; Tedesco *et al.* 2008).

Por outro lado, o estabelecimento das espécies no subsistema Ivinhema indicaram dispersão funcional e podem ser explicados pela presença de uma área de conservação que o resguarda. Em ambientes protegidos, com grande diversidade de peixes, há muitas espécies para explorarem poucos recursos, levando a traços mais dissimilares que o esperado ao acaso para coexistência. Já no subsistema Baía, que está localizado entre os subsistemas Paraná e Ivinhema, ocorreu estabelecimento ao acaso. Por se tratar de um local de transição, o rio Baía retém características bióticas e abióticas de ambos sistemas, Paraná e Ivinhema. Ademais, como as águas do rio Paraná e do rio Ivinhema influenciam constantemente o rio Baía, esse ambiente é influenciado pela dispersão constante de espécies.

A medida que os ambientes foram avaliados individualmente (local por local), foram verificados que, em geral, houve alternâncias entre processos de estabelecimento direcionados pelo filtro ambiental, similaridade limitante, e processos estabelecidos ao acaso. De acordo com Mouchet *et al.* (2010), a questão principal quando se trata de regras de estabelecimento não é mais que mecanismo é válido na explicação do estabelecimento da comunidade, mas qual mecanismo tem a influência mais forte sobre as comunidades. Dessa maneira, embora nas estações localizadas no rio Paraná há processos de estabelecimento guiados pela dispersão funcional durante os 12 anos de coleta, o processo predominante foi o agrupamento funcional, evidenciando que os filtros ambientais impostos pelos impactos dos reservatórios foram os principais responsáveis pelo estabelecimento das espécies de peixes.

Por fim, novas informações dos efeitos do pulso de inundação sobre a assembleia de peixes de planícies de inundação foram fornecidas. Corroborando as

expectativas, o processo de estabelecimento da assembleia de peixes em águas altas foi estabelecido ao acaso, independente da escala utilizada, pois o pulso de inundação facilita a conexão entre *habitats*, proporcionando espaço físico para colonizadores e disponibilidade de refúgio e recursos, facilitando a dispersão constante das espécies entre os ambientes. No entanto, contrário as expectativas, durante o período de águas baixas houveram ambientes, nos quais os processos de estabelecimento das assembleias de peixes foram direcionados pelos filtros ambientais e estabelecidos ao acaso, além da similaridade limitante. Nesse período foram verificadas diferenças nos processos de estabelecimento de acordo com a escala utilizada. As peculiaridades de cada subsistema assim como dos seus respectivos ambientes, determinadas pelos impactos ou medidas de preservação dos mesmos, influenciam os processos de estabelecimento da assembleia de peixes. Assim, ao avaliarmos os processos de estabelecimento da assembleia de peixes em planícies de inundação é necessário avaliarmos diferentes escalas para compreender os mecanismos subjacentes a cada uma delas.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Vera, C.V.M. & Winemiller, K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná river floodplain. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. (eds B. Gopal, W.J. Junk & J.A. Davis), pp. 89-118. Backhuys Publishers, Leiden.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S. & Okada, E.K. (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.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M. & Gomes, L.C. (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 1119-1132.
- Arrington, D.A., Winemiller, K.O. & Layman, C.A. (2005) Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, **144**, 157–167.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for *habitat filtering*: convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465-1471.
- Cox-Fernandez C. (1999) Detrended canonical correspondence analysis (DCCA) of electric fish assemblages in the Amazon. *Biology of tropical fishes* (eds. A.L. Val & V.M.F Almeida-Val), p. 21-39. Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas - INPA, Manaus.
- De Bello, F. (2012) The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 312–317.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 646-655.
- Ernst, R., Linsenmair, K.E. & Rödel, M.O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, **33**, 143–155.
- Fernandes, R., Gomes, L.C., Pelicice, F.M. & Agostinho, A.A. (2009) Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes*, **85**, 99–108.
- Froese, R. & Pauly, D. (2015) Fishbase. World wide web eletronic publication. www.fishbase.org.
- Fugi, R., Hahn, N.S. & Agostinho, A.A. (1996) Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the High Paraná River. *Environmental Biology of Fishes*, **46**, 297-307.
- Gerisch, M., Dziock, F., Schanowski, Arno, Ilg, C. & Henle, K. (2012) Community resilience following extreme disturbances: the response of ground beetles to a severe summer flood in a central european lowland stream. *River Research and Applications*, **28**: 81–92.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Cadena, C.D. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and *habitat filtering* in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1181-1192,

- Goulding, M., Carvalho, M.L. & Ferreira, E.G. (1988) *Rio Negro: rich life in poor water*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Gower, J.C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* **27**: 857-871.
- Gotelli, N.J. (2000) Null Model Analysis Of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology*, **81**, 2606–2621.
- Graça, W.J. & Pavanelli, C.S. (2007) *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. Eduem, Maringá.
- Hahn, N.S., Fugi, R. & Andrian, I.F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn,), pp. 247-269. Backhuys Publishers, Leiden.
- Helmus, M.R., Savage, K., Diebel, M.W., Maxted, J.T. & Ives, A.R. (2007) Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, **10**, 917-925.
- Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M.O., Buchmann, N., *et al.* (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. *Biodiversity and ecosystem functioning* (eds M. Loreau, S. Naeem & L. Inchausti), pp. 195-281. Oxford University Press, Oxford.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University, Princeton.
- Hubbell, S.P. (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, **87**, 1387–1398.
- Humphries, P. & Baldwin, D.S. (2003) Drought and aquatic ecosystem: an introduction. *Freshwater Biology*, **48**, 1141–1146
- Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Proceedings of the International Large River Symposium* (ed. D.P. Dodge), pp. 110-127. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- Lake P.S. (2003) Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, **48**, 1161–1172.
- Lambeets K., Vandegehuchte, M.L., Maelfait, J.P. & Bonte, D. (2008) Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1162–1174.
- Layman, C.A. & Winemiller, K.O. (2004) Size-based responses of prey to piscivore exclusion in a species-rich neotropical river. *Ecology*, **85**, 1311–1320.
- Lytle, D.A. & Poff, N.L. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 94–100.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.

- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P. & Argillier, C. (2007) Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, **153**, 441-452.
- Michelan, T.S., Silveira, M.J., Petsch, D.K., Pinha, G.D. & Thomaz, S.M. (2014) The invasive aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* facilitates the establishment of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in Neotropical reservoirs. *Journal of Limnology*, **73**, 598-602.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Mormul, R.P. & Carvalho, P. (2010) Effects of an exotic-invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, **55**, 1315-1326.
- Mouchet, M.A., Villeger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**, 867-876.
- Nakatani, K., Agostinho, A.A., Baumgartner, G., Bialecki, A., Sanchez, P.V., Makrakis M.C. *et al.* (2003) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Eduem, Maringá.
- 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.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, **60**, 614-625.
- Petry, P., Bayley, P.B. & Markle, D.F. (2003) Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, **63**, 547-579.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S. & Gaston, K.J. (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 977-985.
- Renofalt, B.M., Nilsson, C. & Jansson, R. (2005) Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography*, **32**, 2025-2037.
- Roberto, M.C., Santana, N.F. & Thomaz S.M. (2009) Limnology in the upper Paraná river floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 717-725.
- Rodríguez, M.A. & Lewis, W.M. (1997) Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, **67**, 109-128
- Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-F., J.A.F. (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**, 2536-2544.
- Symstad, A.J. (2000). A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, **81**, 99-109.
- Sobral, F.L. & Cianciaruso, M.V. (2012) Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal*, **28**, 617-631.

- Souza Filho, E.E. (2009) Evaluation of the Upper Parana River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 707–716.
- Suzuki, H.I., Pelicice, F.M., Luiz, E.A., Latini, J.D. & Agostinho, A.A. (2004). Reproductive strategies of the fish community of the upper Paraná river floodplain. *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain* (eds. A.A. Agostinho, L. Rodrigues, L.C. Gomes, S.M. Thomaz, & L.E. Miranda), pp 125-130. EDUEM, Maringá.
- Tedesco, P.A., Hugueny, B., Oberdorff, T., Dürr, H.H., Merigoux, S. & de Mérona, B. (2008) River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia*, **156**, 691–702.
- Teresa, F.B. & Casatti, L. (2012) Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fishes*, **21**, 433-442.
- Thomaz, S.M., Lansac-Tôha, F.A., Roberto, M.C., Esteves, F.A & Lima, A.F. (1992) Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a árzea lake of the high rio Paraná, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, **25**, 269-276.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1–13.
- Vasconcelos, L.P., Alves, D.C. & Gomes, L.C. (2014a) Spatial and temporal variations among fish with similar strategies: patterns of reproductive guilds in a floodplain. *Hydrobiologia*, **726**, 213-228.
- Vasconcelos, L.P., Alves, D.C. & Gomes, L.C. (2014b) Fish reproductive guilds downstream of dams. *Journal of Fish Biology*, **85**, 1489-1506.
- Vazzoler, A.E.A. (1996) *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Eduem, Maringá.
- Ward, J.V., Tockner, K. & Schiemer, F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, **15**, 125–139.
- Weiher, E. & Keddy P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159–164.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Mcpeek, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, **81**, 225–241.
- Xu, K., Ye, W., Cao, H., Deng, X., Yang, Q. & Zhang, Y. (2004). The role of functional traits of species in community invasibility. *Botanical Buletin of Academia Sinica*, **45**, 149–157.
- Zobel, M. (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 266–269.

3 PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS DE DIVERSIDADE BETA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DA FAUNA DE PEIXES DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

O conceito de diversidade beta, definido como a dissimilaridade entre comunidades tem sido amplamente usado para investigar padrões de biodiversidade. No entanto, em ecossistemas com alta diversidade beta taxonômica, ocasionada pelos gradientes ambientais, o nível de diversidade beta funcional entre comunidades é comumente negligenciado, enquanto ele pode revelar processos determinantes da estrutura da comunidade. O objetivo desse estudo foi verificar: (i) se a diversidade beta varia no espaço e no tempo, usando medidas de dissimilaridade funcional e taxonômica testadas por meio da PERMANOVA; (ii) qual componente da diversidade beta é mais importante (diferenças de riqueza ou taxa de substituição das espécies) para explicar as variações na diversidade beta; e (iii) se os fatores ambientais estão relacionados a dissimilaridade taxonômica e funcional da assembleia de peixes entre os *habitats*, testados pelo uso do teste de Mantel. Para isso, foram realizadas amostragens de peixes em 20 ambientes da planície de inundação do rio Paraná, trimestralmente, nos anos de 2000, 2001, 2010 e 2011. Os resultados evidenciaram que: (i) a diversidade beta taxonômica e funcional muda no espaço e no tempo, (ii) que o componente turnover é o principal responsável pela mudança na diversidade beta e que (iii) os fatores ambientais afetam a dissimilaridade taxonômica e funcional. Isto seria um indicativo de que os filtros ambientais são importantes, como regras de estabelecimento, na estruturação das características funcionais de peixes na planície de inundação. Investigações sobre diversidade beta funcional são escassas comparadas a estudos de diversidade beta taxonômica, embora ambas sejam complementares. Isso deve ser mudado, pois os estudos sobre diversidade beta taxonômica e funcional, assim como os seus respectivos componentes, podem ajudar a priorizar esforços de conservação. Adicionalmente, descrever os padrões espaciais da diversidade beta taxonômica e funcional e analisar seus determinantes é fundamental para avaliar suas tendências temporais no contexto de mudanças globais.

Palavras-chave: Aninhamento. Diversidade beta funcional. Diversidade beta taxonômica. Taxa de renovação.

Temporal and spatial patterns of functional and taxonomic β -diversity of fish in a neotropical floodplain

ABSTRACT

The concept of β -diversity, defined as the dissimilarity between communities, has been widely used to investigate patterns of biodiversity. However, in ecosystems with high taxonomic β -diversity, caused by environmental gradients, the level of functional β -diversity among communities is overlooked, whereas it can reveal processes performing community structure. The aim of this study was to verify: (i) if β -diversity varies in space and time, by using measurements of taxonomic and functional dissimilarity tested with PERMANOVA; (ii) which component of β -diversity is the most important (differences in species richness or turnover) to explain variations in β -diversity; (iii) if environmental variables are related to taxonomic and functional dissimilarity among *habitats*, tested by Mantel test. For that, fish samples were collected in 20 environments of the Parana river floodplain, quarterly, in the years 2000, 2001, 2010 and 2011. Results evidenced that: (i) functional and taxonomic β -diversity varies in space and time; (ii) turnover component is the main responsible by changes in β -diversity; and (iii) environmental factors affected taxonomic and functional dissimilarity. That would be an indicative of environmental filters are important as assembly rules on structuring of functional characteristics of fishes in floodplain. Investigations about functional β -diversity are rare compared to studies with taxonomic β -diversity, although both are complementary. That should be changed, because studies about taxonomic and functional diversity, as well as their components, can help to prioritize conservation efforts. Furthermore, describing spatial patterns of taxonomic and functional diversity and analysing their determinants is fundamental to understand temporal tendencies in the context of global changes.

Keywords: Functional β -diversity. Nestedness. Taxonomic β -diversity. Turnover.

3.1 INTRODUÇÃO

Identificar e compreender os processos que governam o estabelecimento de comunidades locais (regras de estabelecimento, regras de montagem ou “assembly rules”), dentre o “*pool*” regional de espécies disponível, é um objetivo fundamental da pesquisa ecológica (Stegen & Hurlbert, 2011). Para explicar o estabelecimento das comunidades, três perspectivas têm sido desenvolvidas. Primeiro, as comunidades se estabelecem de acordo com os processos relacionados a nicho, seguindo regras ditadas pelos filtros ambientais locais e o princípio de exclusão competitiva (Diamond, 1975; Weiher & Keddy, 1999; Chesson, 2000, Chase & Leibold, 2003). Segundo, o estabelecimento das comunidades resulta da limitação à dispersão espacial e de eventos evolutivos, envolvendo espécies que compõe o “*pool*” regional (MacArthur & Wilson, 1967; Hubbel, 2001). De acordo com essa perspectiva, o estabelecimento é um processo intensamente neutro, no qual as espécies são ecologicamente equivalentes (Hubbel, 2001). Por fim, a terceira perspectiva enfatiza o papel de fatores históricos na determinação de como as comunidades são estabelecidas (Ricklefs 1987; Ricklefs & Schluter, 1993; Cavender-Bares *et al.*, 2009), enfatizando que as condições iniciais e padrões históricos de especiação e dispersão são mais importantes que os processos locais. Assim, espera-se que a combinação dessas três perspectivas determine quais espécies constituirão o “*pool*” de espécies ao longo de áreas geográficas (diversidade gama; γ), a composição de comunidades locais dentro dessas áreas (diversidade alfa; α), e a desigualdade da distribuição de espécies entre essas comunidades (diversidade beta; β) (Pillar & Duarte, 2010).

O conceito de diversidade beta, definido como a dissimilaridade entre comunidades, tem sido amplamente usado para investigar padrões de biodiversidade e regras de estabelecimento de comunidades, usando principalmente atributos taxonômicos. No entanto, em ecossistemas com alta diversidade beta taxonômica, devido à existência de fortes gradientes ambientais, o nível de diversidade beta funcional entre comunidades é grandemente negligenciado. Porém, ele pode contribuir para identificar processos que determinam a estrutura de comunidades. Independente de quais dessas variantes de diversidade beta são usadas, dois processos distintos determinam a estrutura de comunidades: a substituição de espécies e o ganho ou perda de espécies (Lennon *et al.*, 2001; Baselga, 2007, 2010; Carvalho *et al.*, 2012). O primeiro resulta da substituição de espécies em um local, por espécies diferentes, de outro local, enquanto a perda (ou ganho) de espécies resulta em diferenças na riqueza

entre locais. Os mecanismos que contribuem para ganho ou perda de espécies são numerosos, podendo ser citados como exemplos a extinção seletiva, colonização ou limitação à dispersão (Novotny & Weiblen, 2005; Urban *et al.*, 2006; Ulrich *et al.*, 2009; Carvalho *et al.*, 2012). Quando as diferenças de riqueza ocorrem de uma forma ordenada ao longo de um gradiente, assembleias menores tornam-se subconjuntos das maiores originando um padrão aninhado (Atmar & Patterson, 1993). Portanto, aninhamento pode ser considerado como um caso especial de um padrão ordenado de diferenças na riqueza de espécies. Mais frequentemente, a substituição de espécies e diferenças de riqueza ocorrem ao longo de gradientes em diferentes proporções, dando origem a padrões complexos de diversidade beta. Desvendar a contribuição de cada um desses componentes de padrões de diversidade beta é fundamental para entender como comunidades variam ao longo do tempo, espaço e respondem a alterações ambientais (Carvalho *et al.*, 2012).

Comunidades de peixes que habitam planícies de inundação proveem uma oportunidade para investigar partição da diversidade beta taxonômica e funcional, pois (i) as assembleias de peixes em planícies de inundação geralmente apresentam elevada riqueza (número) de espécies (Agostinho *et al.*, 2000, 2004; Fernandes *et al.*, 2009); (ii) os traços funcionais dos peixes contribuem para a identificação de mecanismos subjacentes da estrutura da comunidade (ver Capítulo 1 dessa tese); e (iii) planícies de inundação apresentam alta variabilidade nas condições ambientais que frequentemente forçam uma alta taxa de renovação de espécies através do espaço e do tempo. De acordo com Ward *et al.* (1999), a diversidade beta pode prover uma nova perspectiva para o entendimento da diversidade biológica em sistemas rio-planície de inundação, onde gradientes longitudinal e laterais são comuns.

Dentro dessa perspectiva, avaliou-se a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de peixes de uma planície de inundação neotropical, no caso a do alto rio Paraná. Considerando que as planícies de inundação apresentam alta heterogeneidade ambiental (diferenças na morfometria, hidrologia e limnologia dos diversos *habitats* que a compõe) e temporal, esse estudo buscou avaliar: (i) se a heterogeneidade ambiental mencionada anteriormente reflete em mudanças nas assembleias de peixes no espaço e no tempo, ou seja, verificar se a diversidade beta varia no espaço e no tempo; (ii) qual componente da diversidade beta é mais importante (diferenças de riqueza ou taxa de substituição das espécies) para explicar as variações na diversidade beta; e (iii) se os fatores ambientais afetam a dissimilaridade taxonômica e funcional da assembleia de

peixes entre os *habitats*. Para a estimativa da diversidade beta taxonômica e funcional das assembleias de peixes foi utilizado um grande conjunto de dados coletados em 20 ambientes de uma planície de inundação neotropical.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O rio Paraná forma-se através da junção dos rios Grande e Paranaíba na região Centro-Sul do Brasil. Esse rio é dividido em 3 partes: i) Baixo Paraná; ii) Médio Paraná; e iii) Alto Paraná. O Alto rio Paraná está localizado no trecho superior da bacia do rio Paraná, dentro do território brasileiro na maioria do seu trecho. Esse trecho do rio Paraná apresentava uma ampla planície de inundação na sua margem direita, com 480 km de extensão e mais de 20 km de largura. No entanto, em 1998, com o fechamento do reservatório de Porto Primavera, a extensão da planície de inundação foi reduzida para cerca de 230 km em comprimento (Fig. 1).

Apesar da grande quantidade de barragens construídas na bacia do alto rio Paraná (mais de 50 grandes reservatórios), o regime de cheia, em especial no remanescente lótico (onde a planície está localizada), ainda é relevante para inundar a maior parte da área da planície. A época em que a cheia ocorre no rio Paraná geralmente está entre Novembro a Maio (Souza Filho, 2009). Durante esse período, a entrada da água em toda planície começa com a elevação do lençol freático e continua até que haja conexão com os corpos lênticos, que ocorre ao nível de cheia de 3,5 m. O aumento do nível do rio a 4,5 m favorece a entrada da água através dos baixios dos canais fluviais e lagos e inicia-se a cheia da área Curutuba/Ivinhema (Souza Filho, 2009). Pulsos menores (menores que 0,5 m) ocorrem semanalmente durante a estação seca (Thomaz *et al.*, 1992), devido a operação de barragens a montante. Em média, o nível hidrométrico do rio Paraná varia em aproximadamente 2,5 m durante um ciclo sazonal, mas variações maiores ocorrem entre os anos..

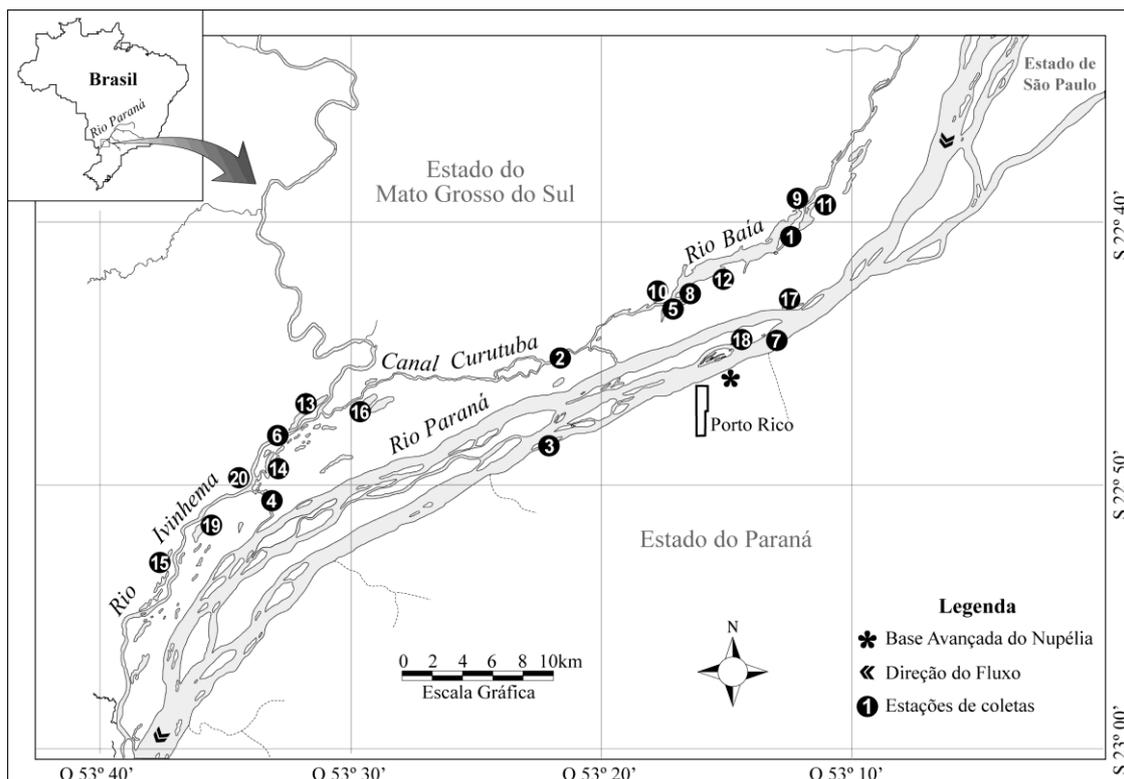


Figura 1. Mapa do Alto rio Paraná com os ambientes onde as amostragens foram realizadas. As estações de amostragem são canal Curutuba (2), canal Baía (8), rio Baía (5), lagoa do gavião (9), lagoa do Guaraná (10), lagoa da Onça (11), lagoa Fechada (12), lagoa Pousada das Garças (1) (localizadas no rio Baía); canal cortado (3), rio Paraná (7), lagoa das Garças (17) e ressaco do Pau Vêio (18) (localizadas no rio Paraná), e canal Ipoitã (4), rio Ivinhema (20), lagoa dos Patos (14), lagoa Peroba (15), lagoa Sumida (16), lagoa Ventura (6), lagoa Zé do Paco (15) e lagoa do Finado Raimundo (19) (localizadas no rio Ivinhema).

3.2.2 Variáveis ambientais

Os níveis hidrométricos diários do rio Paraná foram obtidos junto a Agência Nacional de Águas (ANA), obtidos na estação hidrométrica localizada em Porto São José – PR. (Fig. 2). O nível hidrométrico entrou na análise como a amplitude (tempo em que o pulso permanece acima do nível de transbordamento), a intensidade (altura do nível) e a frequência (número de vezes que ocorre aumentos de nível durante a fase) do pulso de inundação, de acordo com o proposto por Neiff (1990) (Fig. 2).

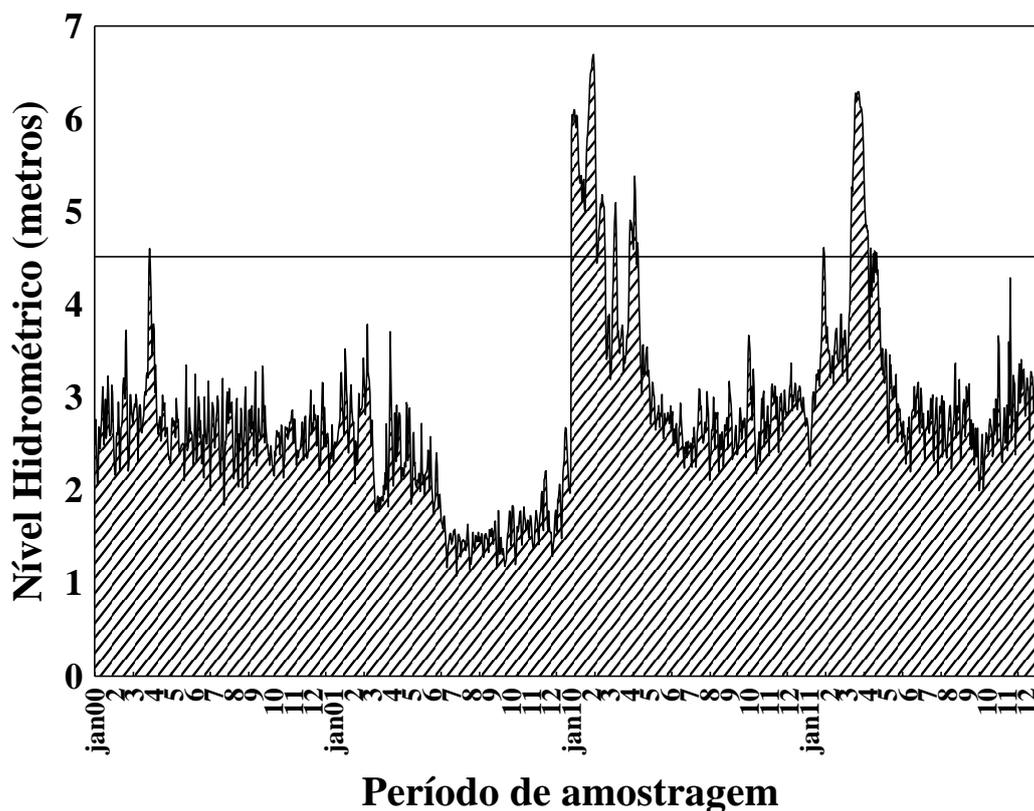


Figura 2. Nível hidrométrico do rio Paraná, medidos pela Agência Nacional das Águas (ANA) no período amostrado (2000, 2001, 2010, e 2011). Jan00: Janeiro do ano 2000. Jan01: Janeiro do ano 2001. Jan10: Janeiro do ano 2010. Jan11: Janeiro do ano 2011. Os demais valores usados no eixo X representam os meses restantes do ano.

As variáveis abióticas (temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg L^{-1}), pH, condutividade da água ($\mu\text{S.cm}^{-1}$), transparência (cm), sólidos totais, alcalinidade total (mg.L^{-1}), nitrogênio total ($\mu\text{.L}^{-1}$) e fósforo total ($\mu\text{g.L}^{-1}$)) foram estimadas de acordo com a metodologia apresentada em Roberto *et al.* (2009) e cedidas pelo laboratório de limnologia do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), da Universidade Estadual de Maringá (UEM). Para mais informações sobre essas variáveis, veja o Apêndice 3. As estações de amostragem foram: canal Curutuba, canal Baía, rio Baía, lagoa do gavião, lagoa do Guaraná, lagoa da Onça, lagoa Fechada, lagoa Pousada das Garças (localizadas no Subsistema Baía); canal cortado, rio Paraná, lagoa das Garças e ressaco do Pau Véio (localizadas no Subsistema Paraná), e canal Ipoitã, rio Ivinhema, lagoa dos Patos, lagoa Peroba, lagoa Sumida, lagoa Ventura, lagoa Zé do Paco e lagoa do Finado Raimundo (localizadas no Subsistema Ivinhema) (Figura 1).

3.2.3 Amostragem de peixes

As coletas de peixes foram realizadas, trimestralmente, em 20 estações de amostragens da planície de inundação do alto rio Paraná, nos anos de 2000, 2001, 2010 e 2011 (Fig. 1). Esses anos de coleta foram selecionados com o intuito de facilitar a identificação de fontes de variação em escala espacial (regional e local) e temporal, que influenciam as assembleias de peixes. Além desses, foi considerado o distúrbio ambiental representado pelo pulso de inundação (a cheia).

Para a coleta dos peixes, foram utilizadas redes de espera com diferentes malhagens (2,4; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 10; 12; 14; 16 cm entre nós opostos). Cada uma das redes instaladas nas margens dos ambientes lênticos (lagoas) possuíam 20 metros de comprimento, enquanto as redes instaladas nas margens dos ambientes lóticos (rios) possuíam 10 metros. As redes permaneceram expostas nos ambientes amostrados por 24 h, com revistas ao amanhecer (8 horas), ao entardecer (16 horas) e a noite (22 horas). A abundância das espécies de peixes de cada amostra foi indexada pela captura por unidade de esforço (CPUE; número de indivíduos/1000 m² de rede em 24 h).

Para cada espécie capturada nas estações de amostragem, foram obtidos seis traços e 22 categorias de traços funcionais, incluindo aspectos de ecologia trófica, uso do *habitat* e história de vida (estratégias reprodutivas, tipos de desova, fecundidade e migração) (Ver Apêndice 2). A utilização desses traços visa retratar seus papéis na estruturação da assembleia de peixes (e.g. Teresa & Casatti, 2012). Dessa forma, as espécies foram classificadas em:

- i) categoria trófica (Fugi *et al.*, 1996; Hahn *et al.*, 2004) - detritívora, herbívora, insetívora, invertívora, onívora e piscívora, planctívora;
- ii) estratégia reprodutiva (Nakatani *et al.*, 2003; Suzuki *et al.*, 2004; Graça & Pavanelli, 2007; Froese & Pauly, 2013) - fecundação externa com cuidado parental, fecundação externa sem cuidado parental, fecundação interna;
- iii) tipo de desova: desova parcial e desova total (Nakatani *et al.*, 2003; Suzuki *et al.*, 2004; Graça & Pavanelli, 2007, Froese & Pauly, 2013);
- iv) fecundidade: muito alta (mais de 100 mil ovos por ano); alta (10 a 100 mil ovos por ano), média (mil a 10 mil ovos por ano); baixa (100 a mil ovos por ano) e muito baixa (menos de 100 ovos por ano) (Vazzoler, 1996, Nakatani *et al.*, 2003);

- v) uso do *habitat* (Graça & Pavanelli, 2007; Froese & Pauly, 2013): bentopelágica, demersal e pelágica; e
- vi) migração: migradora e sedentária (Graça & Pavanelli, 2007; Froese & Pauly, 2013).

3.2.4 Análise dos dados

A diversidade beta taxonômica, entre os vinte ambientes, foi avaliada através de índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}), através da função *beta.pair* do pacote “betapart 1.2” do *software* R (Baselga *et al.*, 2013). Os componentes da diversidade beta foram gerados através de uma matriz de dissimilaridade de Simpson (β_{sim}), medida par-a-par entre ambientes, para o componente *turnover*, e através de dissimilaridade de Sorensen (β_{nes}), medida par-a-par, para o componente *diferença na riqueza de espécies*.

A matriz de distância entre as características funcionais das espécies foi calculada através da distância de Gower (1971). A matriz de distância foi posteriormente transformada em dendrograma pelo método de agrupamento pela média (UPGMA). Este dendrograma foi utilizado nos cálculos de diversidade beta funcional. A diversidade beta funcional entre as vinte estações foi avaliada através de índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}) adaptado para dados funcionais, através da função *part.p.tree* do pacote “CommEcol 1.0” (Melo, 2013). Os componentes da diversidade beta funcional (β_{sim} e β_{nes}) também foram gerados através de uma matriz de dissimilaridade medida par-a-par para os componentes, da mesma forma que, para a diversidade beta taxonômica, porém adaptados para dados funcionais.

Para avaliar diferenças na diversidade beta taxonômica e funcional entre os locais amostrados e o período de amostragem (Níveis: águas altas; e águas baixas) foi usada a Análise de Variância Multivariada por métodos de Permutação (PERMANOVA). A medida de distância usada pra calcular a Permanova foi a distância de Sorensen.

As correlações entre as dissimilaridades funcionais e taxonômicas dos respectivos componentes, e as correlações destes com as dissimilaridades ambientais foram avaliadas por teste de Mantel. A dissimilaridade dos ambientes em função das variáveis limnológicas foi avaliada através da distância euclidiana, através da função *vegdist* do pacote “vegan 2.0-9” do *software* R (Oksanen *et al.*, 2013). Para a realização destas análises, as variáveis limnológicas foram previamente padronizadas pelo máximo

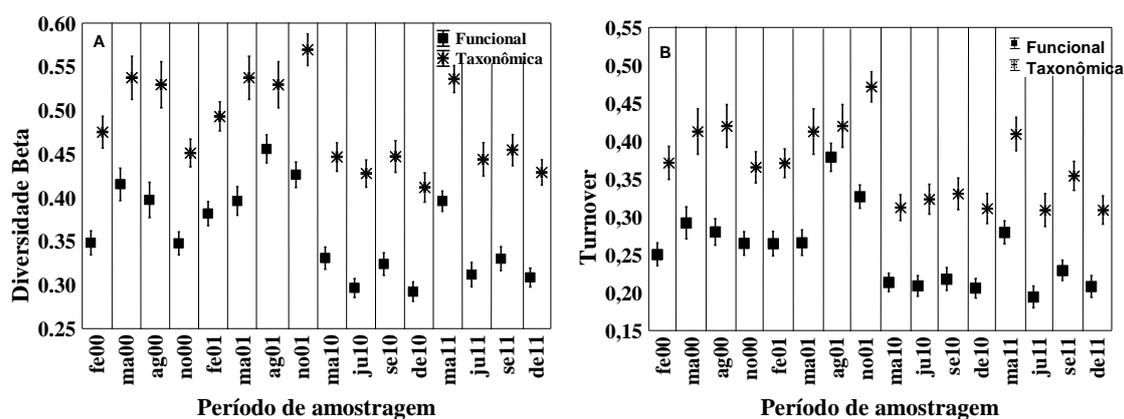
(Legendre e Legendre, 1998). Estas comparações foram realizadas através da função *mantel* do pacote “vegan 2.0-9”.

3.3 RESULTADOS

A diversidade beta funcional foi menor que a diversidade beta taxonômica em todo período amostrado (Tabela 1; Fig. 3A). Com relação aos processos para explicar a diversidade beta, o *turnover* funcional foi menor que o *turnover* taxonômico em todo período (Tabela 1; Fig. 3B). O componente resultante de *nestedness* (aninhamento) funcional foi em média menor que o resultante de *nestedness* taxonômico (Tabela 1; Fig. 3C).

Tabela 1- Variação da diversidade beta funcional e taxonômica, e dos seus componentes, para as assembleias de peixes em vinte ambientes estudados nos anos de 2000, 2001, 2010 e 2011, da planície de inundação do alto rio Paraná.

Componente da Diversidade	Mantel	Média	Desvio Padrão
Diversidade beta (β_{sor})	Taxonômico	0,48	$\pm 0,14$
	Funcional	0,36	$\pm 0,11$
Diferença na riqueza de espécies (β_{nes})	Taxonômico	0,11	$\pm 0,10$
	Funcional	0,10	$\pm 0,09$
<i>Turnover</i> (β_{sim})	Taxonômico	0,37	$\pm 0,16$
	Funcional	0,25	$\pm 0,12$



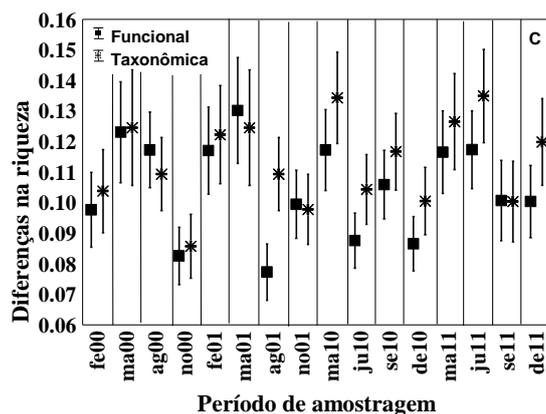


Figura 3. Diversidade beta taxonômica e funcional (A), *turnover* taxonômico e funcional (B), e componente resultante de *diferença na riqueza de espécies* taxonômico e funcional (C) de peixes nos vinte ambientes estudados nos anos de 2000, 2001, 2010 e 2011. fe = fevereiro; ma00 e ma01 = maio; ma10 e ma11: março; ju = junho; ag = agosto; se = setembro; no = novembro; de = dezembro.

Para a diversidade beta taxonômica, a relação entre os componentes foi que o *turnover* taxonômico foi maior que o resultante da *diferença na riqueza de espécies* taxonômico (Tabela 1; Fig. 4A). Esses resultados demonstraram que a troca de espécies é menor que a perda de espécies em todos os períodos. Para a diversidade beta funcional, o componente *turnover* também foi maior que o resultante de *diferença na riqueza de espécies* em todo o período de estudo (Tabela 1; Fig. 4B). Esses resultados demonstraram que a troca de características funcionais (*turnover*) é maior que a perda de características funcionais na assembleia de peixes da planície de inundação.

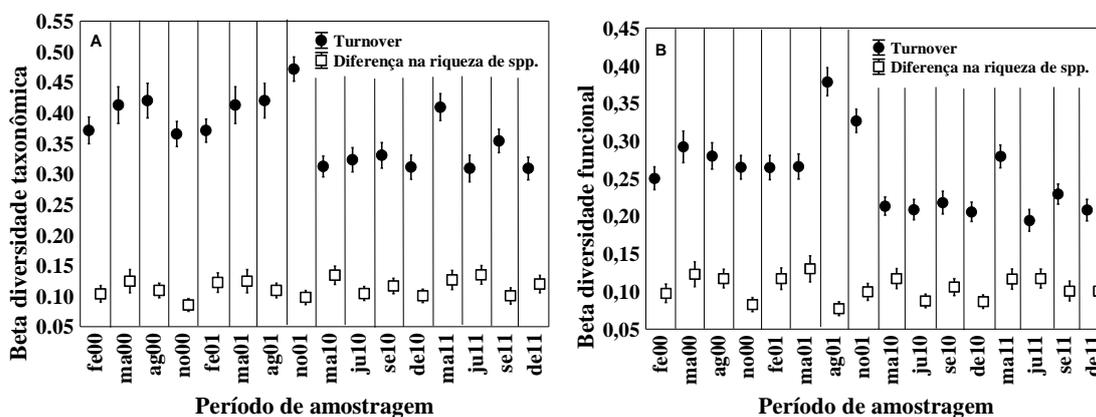


Figura 4. Relação entre *turnover* funcional e o componente resultante de *diferença na riqueza de espécies* funcional para a diversidade beta taxonômica (A), e diversidade beta funcional (B) de peixes nos vinte ambientes estudados nos anos de 2000, 2001, 2010 e 2011. fe = fevereiro; ma00 e ma01 = maio; ma10 e ma11: março; ju = junho; ag = agosto; se = setembro; no = novembro; de = dezembro.

Foram encontradas diferenças significativas na diversidade beta funcional (β sor) entre os locais amostrados (PERMANOVA; Pseudo-F = 6,08; $p < 0,01$) e o período de amostragem (PERMANOVA; Pseudo-F = 5,20; $p < 0,01$). A diversidade beta

taxonômica também diferiu significativamente entre os locais amostrados (Pseudo-F = 5,80; $p < 0,01$) e o período de amostragem (Pseudo-F = 5,31; $p < 0,01$).

Os testes de Mantel realizados demonstraram que há correlação entre a diversidade beta funcional e a diversidade beta taxonômica no período amostrado (Tabela 2), evidenciando que há indícios de que mudanças na composição de espécies também indicam mudanças nas características funcionais das espécies espacialmente.

As análises de correlação entre o componente resultante de *diferença na riqueza de espécies* funcional e o taxonômico (teste de Mantel) demonstraram forte relação entre estes componentes (Tabela 2). Da mesma forma, houve alta correlação entre os componentes *turnover* funcional e o taxonômico (Tabela 2). Estes resultados indicam que a perda de espécies (resultante de *diferença na riqueza de espécies*) leva a uma perda de características funcionais, e que a troca de espécies (*turnover*) promove a troca de traços funcionais da assembleia de peixes.

Os resultados dos testes de Mantel também demonstraram que existiu relação entre a dissimilaridade ambiental e a dissimilaridade funcional (Tabela 2). Estes resultados revelam que diferenças ambientais entre os ambientes avaliados promovem mudanças na composição de espécies, assim como nas características funcionais dos peixes.

Tabela 2- Correlações entre diversidade funcional e taxonômica, seus respectivos componentes, e entre diversidade beta e dissimilaridade ambiental entre vinte ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (Coeficiente de correlação de Pearson (r) e probabilidade associada ao teste de Mantel ($p < 0,05$). β_{sor} = diversidade beta. β_{nes} = componente da diversidade beta resultante de diferença na riqueza de espécies. β_{sim} = componente da diversidade beta resultante do *turnover*.

Diversidade beta	Mantel	r	p
β_{sor}	Taxonômico/Funcional	0,9397	$p < 0,01$
	Funcional/Ambiental	0,1925	$p < 0,01$
	Taxonômico/Ambiental	0,1578	$p < 0,01$
β_{nes}	Taxonômico/Funcional	0,9491	$p < 0,01$
β_{sim}	Taxonômico/Funcional	0,9345	$p < 0,01$

3.4 DISCUSSÃO

A partição da diversidade beta funcional e taxonômica permitiu a quantificação das contribuições da taxa de renovação (*turnover* - substituição de espécies em um lugar

por diferentes espécies de outro lugar), e do componente resultante da riqueza de espécies (diferenças de riqueza entre locais) para a dissimilaridade funcional e taxonômica, entre assembleias de peixes de planícies de inundação. Mais especificamente, a partição revelou que as diferenças na composição de espécies de peixes, nas diferentes estações de amostragem da planície de inundação do alto rio Paraná, indicam diferenças nas características funcionais das espécies.

Os sistemas fluviais, e.g. planícies de inundação, são um mosaico de ambientes heterogêneos dinâmicos (Ward & Tockner, 2001; Robinson *et al.*, 2002; Araújo *et al.*, 2013) distribuídos ao longo de corredores de rios. A presença de vários tipos de ambientes, *habitats* e barreiras, em diferentes escalas espaciais e temporais, diretamente influenciam a distribuição espacial das espécies e, conseqüentemente, a estrutura das assembleias (Araújo *et al.*, 2013). Junto com o regime de cheia natural, essa heterogeneidade de *habitats*, ao longo do corredor fluvial, determina padrões naturais na biodiversidade fluvial (Ward & Tockner, 2001; Ward *et al.*, 2002; Torrente-Vilara *et al.*, 2011), como riqueza local, taxa de renovação de espécies e similaridade espacial (Araújo *et al.*, 2013).

A diversidade beta taxonômica foi maior que a diversidade beta funcional em todo o período de amostragem. A diversidade beta funcional, em sua essência, procura identificar alterações entre comunidades de espécies de peixes com funções similares ou diferentes no sistema (Ricotta & Burrascano, 2008). De acordo com Villeger *et al.* (2013), uma diversidade beta funcional elevada pode ser explicada por uma alta taxa de renovação funcional se espécies raras de cada comunidade são funcionalmente muito diferentes, evidenciando diferenciação de nicho entre comunidades. Por outro lado, pode resultar de uma baixa taxa de renovação funcional, se as espécies de uma comunidade representam um pequeno subconjunto das estratégias funcionais presentes em outra comunidade, indicando diferentes intensidades de filtros de nicho entre comunidades.

Nesse estudo, foi registrada uma baixa diversidade beta funcional, que pode ser encontrada quando as espécies presentes nas duas comunidades amostradas, embora diferentes, tenham as mesmas estratégias funcionais (convergência funcional). Ao avaliar, tanto a diversidade beta taxonômica quanto a funcional, a troca de espécies (*turnover*) foi maior que a perda de espécies (resultado de *nestedness*) em todos os períodos avaliados. Quando observados as relações entre os componentes taxonômicos da diversidade beta com os componentes equivalentes da diversidade beta funcional, os

resultados indicam que a perda de espécies (resultante de *diferença na riqueza de espécies*) leva a uma perda de características funcionais, e que a troca de espécies (*turnover*) promove troca de traços funcionais. Portanto, nesse estudo, ao separar os componentes que explicam a diversidade beta, foi demonstrado que a troca de espécies (*turnover*), assim como de traços funcionais, foram maiores que a perda de espécies e de traços em todos os períodos.

De maneira geral, os resultados aqui encontrados corroboram os achados de Vileger *et al.* (2013), que trabalharam com 25 bacias hidrográficas da Europa, e também encontraram diversidade beta taxonômica maior que a diversidade beta funcional. Esse autor atribuiu o menor valor de diversidade beta funcional à baixa taxa de renovação funcional, uma vez que o componente diferença na riqueza de espécies foi similar nos dados taxonômicos e funcionais. Isso também foi encontrado para a planície de inundação do alto rio Paraná. Portanto, menores valores de diversidade beta funcional foram registrados, provavelmente devido à baixa taxa de renovação funcional das espécies, quando comparada a taxa de renovação da diversidade beta taxonômica.

Em geral, a substituição de espécies e as diferenças de riqueza ocorrem ao longo de gradientes, originando padrões complexos de diversidade beta, de maneira que desvendar a contribuição desses dois componentes de padrões de diversidade beta é fundamental para entender como as comunidades reagem às mudanças espaciais e temporais (Carvalho *et al.*, 2012). Os resultados evidenciaram que houve diferenças nos aspectos taxonômicos e funcionais da assembleia de peixes, tanto no espaço quanto no tempo, possivelmente atribuídos as variáveis ambientais. Essa afirmação se baseia no fato de que a dissimilaridade ambiental dos ambientes avaliados espacialmente está correlacionada com as diferenças na composição de espécies e nas características funcionais. Isso evidencia que os variáveis ambientais influenciaram a mudança na composição taxonômica e funcional da assembleia de peixes da planície, como observado por Manna *et al.* (2013). Isto seria um indicativo de que os filtros ambientais são importantes, como regras de estabelecimento, na estruturação das características funcionais de peixes na planície de inundação.

As características locais do *habitat*, variáveis ambientais e a disponibilidade de recursos são fatores que podem influenciar as interações bióticas, determinar a organização funcional de uma comunidade (Marsh-Matthews & Matthews, 2000, Hooper *et al.*, 2002) e limitar a habilidade das espécies em persistir em uma comunidade (Hoeinghaus *et al.*, 2007). Além disso, as perturbações locais dos

ecossistemas (*i.e.* pulso de inundação) podem alterar os fatores externos e a funcionalidade das espécies (ver Capítulo 1 dessa tese), assim como a construção de reservatórios.

A regulação do fluxo dos rios causa inúmeros impactos negativos, pois modifica a intensidade, duração e sazonalidade das cheias, reduz a carga de nutrientes, com aumento intenso da transparência da água, e causa instabilidade térmica e hidrodinâmica (Petts 1984; Ward & Stanford 1995; Agostinho *et al.*, 2004). Apesar do controle imposto pela grande quantidade de barragens (mais de 50), o regime de cheia da planície do alto rio Paraná é ainda o principal determinante da estrutura das comunidades aquáticas (Gomes & Agostinho, 1997; Thomaz *et al.*, 2004, Agostinho *et al.*, 2001; 2007; Fernandes *et al.*, 2009). As cheias acarretam uma maior disponibilidade de recursos, como alimento e refúgio, com efeitos benéficos para o desenvolvimento dos estágios iniciais dos peixes e para a manutenção de altos níveis de diversidade de espécies (Agostinho *et al.*, 2004, 2007).

Por fim, os resultados evidenciaram que: (i) que o componente *turnover* é o principal responsável pela mudança na diversidade beta de peixes de planícies de inundação; e (ii) que a diversidade beta taxonômica e funcional mudou no espaço e no tempo, principalmente devido as alterações ambientais. Isto seria um indicativo de que os filtros ambientais são importantes, como regras de estabelecimento, na estruturação das características funcionais de peixes na planície de inundação. Investigações sobre diversidade beta funcional são escassas comparadas a estudos de diversidade beta taxonômica, embora ambas sejam complementares (Cianciaruso *et al.*, 2009; Petchey & Gaston, 2002). Portanto, são necessários mais estudos sobre diversidade beta taxonômica e funcional, assim como os seus respectivos componentes, para auxiliar na priorização de esforços de conservação. Adicionalmente, descrever os padrões espaciais da diversidade beta taxonômica e funcional e analisar seus determinantes é fundamental para avaliar suas tendências temporais no contexto de mudanças globais.

REFERÊNCIAS

Agostinho A. A., Thomaz S. M., Vera C. V. M. & Winemiller K. O. (2000) Biodiversity in the high Paraná river floodplain. In: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. (Eds B. Gopal, W.J. Junk & J.A. Davis), pp. 89-118. Backhuys Publishers, Leiden.

- Agostinho A. A., Gomes L. C. & Zalewski M. (2001) The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. *Ecohydrology and Hydrobiology*, **1**, 209-217.
- Agostinho A. A., Gomes L. C., Veríssimo S. V. & Okada, E. K. (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.
- Agostinho A. A., Gomes L. C. & Pelicice F. M. (2007) *Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá.
- Araújo E. S., Marques E. E., Freitas I. S., Neuberger A. L., Fernandes R. & Pelicice F. M. (2013) Changes in distance decay relationships after river regulation: similarity among fish assemblages in a large Amazonian river. *Ecology of Freshwater Fish*, **22**, 543-552.
- Atmar W. & Patterson, B. D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented *habitat*. *Oecologia*, **96**, 373-382.
- Baselga A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Sojininen et al. 2007. *Ecography*, **30**, 838-841.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Baselga A., Orme D. & Vileger S. (2013) *Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components*. R package version 1.2. <http://cran.r-project.org/package=betapart>.
- Carvalho J. C., Cardoso P. & Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 760-771.
- Cavender-bares J., Kozak K., Fine P. V. A. & Kembel, S. W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Chase J. M. & Leibold, M. A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**: 343-366.
- Cianciaruso M. V., Silva I. A. & Batalha M. A. (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades *Biota Neotropica*, **9**, 93-103.
- Diamond J. M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and evolution of communities* (Eds M. L. Cody & J. M. Diamond), pp. 342-444. Harvard University Press: Cambridge.
- Fernandes R., Gomes L. C., Pelicice F. M. & Agostinho A. A. (2009) Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes*, **85**: 99-108.
- Froese R. & Pauly, D. (2015) Fishbase. World wide web eletronic publication. www.fishbase.org.
- Fugi R., Hahn, N. S. & Agostinho A. A. (1996) Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the High Paraná River. *Environmental Biology of Fishes*, **46**, 297-307.
- Gomes L. C. & Agostinho A. A. (1997) Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in the Upper Paraná River, Brazil. *Fisheries Management Ecology*, **4**, 263-274.
- Gower J. C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, **27**: 857-871.

- Graça W.J. & Pavanelli C.S. (2007) *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. Eduem, Maringá.
- Hahn N. S., Fugi R. & Andrian I. F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & N. S. Hahn), pp. 247-269. Backhuys Publishers, Leiden.
- Hoeninghaus D. J., Winemiller K. O. & Birnbaum J. S. (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, **34**: 324-338.
- Hooper D. U., Solan M., Symstad A., Díaz S., Gessner M. O. Buchmann, N *et al.* (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. (Eds. M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti), pp. 195-281. Oxford University Press, Oxford.
- Hubbell S. P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Legendre P & Legendre L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Lennon J. J., Koleff P., Greenwood J. J. D. & Gaston, K. J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 966–979.
- Macarthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Manna L. R., Rezende C. F. & Mazzoni R. (2013) Diversidade funcional de peixes de riacho: Como as assembleias podem estar organizadas? *Oecologia Australis*, **17**, 402-410.
- Marsh-Matthews E. & W. J. Matthews. (2000) Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence the structure of stream fish assemblages in the Midwestern United States? *Ecology of Freshwater Fish*, **9**, 9-21.
- Melo A. S. (2013) *CommEcol: Community Ecology Analyses*. R package version 1.5.8/r24. <http://R-Forge.R-project.org/projects/commecol>.
- Nakatani K., Agostinho, A. A., Baumgartner G., Bialezki A., Sanchez P. V., Makrakis M. C. *et al.* (2003) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Eduem, Maringá.
- Neiff J. J. (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, **15**, 424-441.
- Novotny V. & Weiblen G. D. (2005) From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici*, **42**, 463–475.
- Olden, J. D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027–2039.
- Olden J. D. & Rooney T. P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113–120.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B. *et al.* (2013) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-9. <http://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Petchey O. L. & Gaston K. J. (2002) Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters*, **5**: 402-411.
- Pillar V. D. & Duarte L. D. S. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, **13**, 587–596.
- Ricklefs R. E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–171.

- Ricklefs R. E. & Schluter D. (1993) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ricotta C. & Burrascano S. (2008) Beta diversity for functional ecology. *Preslia*, **80**, 61–71.
- Roberto M. C., Santana N. F. & Thomaz S. M. (2009) Limnology in the upper Paraná river floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 717-725.
- Robinson C. T., Tockner K. & Ward J. V. (2002) The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology*, **47**, 661–677.
- Stegen J. C. & Hurlbert A. H. (2011) Inferring Ecological Processes from Taxonomic, Phylogenetic and Functional Trait β -Diversity. *Plos One*, **6**, 1-13.
- Souza Filho E. E. (2009) Evaluation of the Upper Parana´ River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 707–716.
- Suzuki H. I., Pelicice F. M., Luiz E. A., Latini J. D. & Agostinho A. A. (2004) Reproductive strategies of the fish community of the upper Paraná river floodplain. In: *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain* (Eds A. A. Agostinho, L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda), pp. 125-130. EDUEM, Maringá.
- Teresa F. B. & Casatti L. (2012) Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fishes*, **21**, 433-442.
- Thomaz S. M., Lansac-Tôha F. A., Roberto M. C., Esteves F. A. & Lima A. F. (1992) Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a árzea lake of the high rio Paraná, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, **25**, 269-276.
- Thomaz S. M., Pagioro T. A., Bini L. M., Roberto M. C. & Rocha R. R. A. (2004) Limnology of the Upper Paraná Floodplain *habitats*: patterns of spatio-temporal variations and influence of the water levels. In: *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain* (Eds A. A. Agostinho, L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda), pp. 37-42. EDUEM, Maringá.
- Torrente-Vilara G., Zuanon J., Leprieur F., Oberdorff T. & Tedesco P. A. (2011) Effects of natural rapids and waterfalls on fish assemblage structure in the Madeira River (Amazon Basin). *Ecology of Freshwater Fish*, **20**: 588–597.
- Ulrich W., Almeida-Neto M. & Gotelli N. J. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, **118**, 3–17.
- Urban M.C., Skelly D. K., Burchsted D., Price W. & Lowry S. (2006) Stream communities across a rural–urban landscape gradient. *Diversity and Distributions*, **12**, 337–350.
- Vazzoler A.E.A. (1996) *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Eduem, Maringá.
- Villéger S., Grenouillet G. & Brosse S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 671–681.
- Ward J. V., Tockner K. & Schiemer F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, **15**, 125–139.
- Ward J. V. & Tockner K. (2001) Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, **46**: 807–819.
- Ward J. V., Tockner K., Arscott D. B. & Claret C. (2002) Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, **47**: 517–539.

- Ward J. V. & Stanford J. A. (1995) Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research & Management*, **11**, 105–19.
- Weiher E. & Keddy P. A. (1999) *Ecological assembly rules*. Cambridge University Press, Cambridge.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese de doutorado visou explorar regras de montagem e partição dos componentes da diversidade da assembleia de peixes. Outrossim, foi enfatizado que sínteses sobre biodiversidade devem considerar o aspecto funcional das espécies para uma melhor compreensão dos processos envolvidos em ecologia de comunidades, processos ecossistêmicos e na manutenção da biodiversidade.

Os principais padrões demonstrados por este estudo foram que há diferentes processos de estabelecimento de assembleias de peixes atuando na planície de inundação do alto Rio Paraná. Além disso, quando se avalia que um determinado processo ocorre num ambiente, é necessário ter cautela, pois a escala pode mascarar o real processo que a assembleia está passando para se estabelecer.

Adicionalmente, descrever os padrões espaciais da diversidade beta taxonômica e funcional e analisar seus determinantes é fundamental para avaliar suas tendências temporais no contexto de mudanças globais. De fato, as mudanças na biodiversidade local devido as atividades humanas estão também afetando a dissimilaridade biótica entre comunidades. Portanto, estudos futuros necessitam testar se as mudanças nos padrões de diversidade beta taxonômica seguem mudanças na diversidade beta funcional e avaliar como os dois componentes da diversidade beta respondem as mudanças bióticas e abióticas. Diante disso, é necessário que os estudos continuem a avaliar as características funcionais de assembleias de peixes em planícies de inundação e em outros ecossistemas aquáticos.

APÊNDICE 1 - Média \pm desvio-padrão das variáveis ambientais dos diferentes ambientes da planície de inundação ao longo dos 12 anos (2000-2011). Temp.=Temperatura; OD=Oxigênio dissolvido; Cond.=Condutividade; Turb. Turbidez; MST=Material em suspensão total; Alc. = Alcalinidade; NT=Nitrogênio Total; PT=Fósforo total.

	Temp. (°C)	OD (mg.L ⁻¹)	pH	Cond. (μ S.cm ⁻¹)	Secchi (metros)	Turb. (NTU)	MST (μ g.L ⁻¹)	Alc. (μ g.L ⁻¹)	NT (μ g.L ⁻¹)	PT (μ g.L ⁻¹)
Rio Baía	24,9 \pm	6,5 \pm	6,46 \pm	32,2 \pm	0,84 \pm	12,0 \pm	2,14 \pm	183,6 \pm	598,3 \pm	39,3 \pm
	3,95	1,64	0,47	8,84	0,26	7,25	1,61	76,50	357,18	15,14
Rio Ivinhema	24,9 \pm	6,7 \pm	6,91 \pm	43,7 \pm	0,80 \pm	20,9 \pm	4,28 \pm	333,9 \pm	523,2 \pm	41,0 \pm
	4,13	1,63	0,45	4,22	0,33	11,12	2,49	79,63	316,05	14,44
Rio Paraná	24,8 \pm	7,89 \pm	7,21 \pm	57,6 \pm	3,81 \pm	2,9 \pm	2,73 \pm	369,3 \pm	468,3 \pm	11,5 \pm
	3,37	1,07	0,46	5,46	1,68	3,84	2,31	76,88	272,10	6,64
Lagoa Fechada	24,9 \pm	5,68 \pm	6,26 \pm	29,5 \pm	0,48 \pm	41,3 \pm	1,53 \pm	153,8 \pm	1132,0 \pm	105,4 \pm
	3,81	1,99	0,52	9,50	0,35	30,86	0,89	85,11	780,49	50,70
Lagoa Guaraná	24,8 \pm	4,88 \pm	6,12 \pm	35,6 \pm	0,70 \pm	15,2 \pm	1,27 \pm	170,4 \pm	964,3 \pm	61,6 \pm
	3,99	2,30	0,49	8,95	0,32	14,52	0,97	79,72	612,52	50,97
Lagoa dos Patos	24,8 \pm	5,16 \pm	6,61 \pm	40,4 \pm	0,75 \pm	24,5 \pm	1,70 \pm	281,5 \pm	765,4 \pm	49,9 \pm
	4,15	2,78	0,62	8,54	0,59	27,05	1,84	75,40	440,48	20,99
Lagoa das Garças	25,5 \pm	6,67 \pm	6,85 \pm	54,2 \pm	1,23 \pm	10,5 \pm	2,74 \pm	360,8 \pm	492,5 \pm	38,3 \pm
	3,79	1,50	0,55	7,49	0,65	11,87	1,69	67,74	277,44	42,46
Ressaco do Pau Veio	24,9 \pm	6,16 \pm	6,66 \pm	44,0 \pm	1,24 \pm	21,8 \pm	2,22 \pm	278,9 \pm	721,3 \pm	47,7 \pm
	4,10	1,87	0,32	5,69	0,83	3,68	0,93	78,15	238,65	7,71
Lagoa Ventura	25,0 \pm	6,6 \pm	6,9 \pm	44,8 \pm	0,4 \pm	70,9 \pm	2,2 \pm	283,6 \pm	1014,8 \pm	72,1 \pm
	4,31	1,63	0,50	10,18	0,39	54,57	1,49	144,61	604,55	35,25

APÊNDICE 2 - Descrição dos seis traços funcionais e das 21 categorias de traços usados para caracterizar espécies de peixes, incluindo aspectos de ecologia trófica, uso do *habitat* e história de vida (estratégia reprodutiva, tipo de desova, fecundidade e migração)

Espécies	Categoria trófica	<i>Habitat</i>	História de vida			
			Cuidado parental	Tipo de desova	Migração	Fecundidade
Chondrichthyes						
Myliobatiformes						
Potamotryginidae						
<i>Potamotrygon falkneri</i>	Piscívora	Bentopelágica	FI	p	Sedentária	muito alta
<i>Potamotrygon motoro</i>	Piscívora	Bentopelágica	FI	p	Sedentária	alta
Actinopterygii						
Characiformes						
Parodontidae						
<i>Apareiodon affinis</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Parodon nasus</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
Curimatidae						
<i>Cyphocharax modestus</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Cyphocharax nagelii</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Steindachnerina insculpta</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	baixa
Prochilodontidae						
<i>Prochilodus lineatus</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	muito alta
Anostomidae						
<i>Leporellus vittatus</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Leporinus elongatus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Migratória	alta
<i>Leporinus friderici</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta
<i>Leporinus lacustris</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Leporinus macrocephalus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Migratória	muito alta
<i>Leporinus obtusidens</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Migratória	muito alta
<i>Leporinus striatus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Schizodon altoparanae</i>	Herbivorous	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Schizodon borellii</i>	Herbivorous	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta
<i>Schizodon nasutus</i>	Herbivorous	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta
Crenuchidae						
<i>Characidium fasciatum</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
Hemiodontidae						
<i>Hemiodus orthonops</i>	Detritívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média

Characidae

<i>Astyanax altiparanae</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Sedentária	baixa
<i>Astyanax fasciatus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Sedentária	baixa
<i>Astyanax paranae</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Sedentária	baixa
<i>Astyanax schubarti</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Sedentária	baixa
<i>Bryconamericus stramineus</i>	Insetívora	Bentopelágica	FI	p	Sedentária	baixa
<i>Hemigrammus marginatus</i>	Invertívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Moenkhausia forestii</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Moenkhausia gracilima</i>	Herbivorous	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Moenkhausia intermedia</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Oligosarcus pintoii</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Piabina argentea</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Psellogrammus kennedyi</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Salminus brasiliensis</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	muito alta
<i>Salminus hilarii</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	alta
<i>Colossoma macropomum</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	muito alta
<i>Metynnis lippincottianus</i>	Herbivorous	Pelágica	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Myleus tiete</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	Onívora	Demersal	FESP	p	Migratória	alta
<i>Serrasalmus maculatus</i>	Piscívora	Pelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Serrasalmus marginatus</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	Planctívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Galeocharax knerii</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Roeboides descavadensis</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Brycon hilarii</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	muito alta
<i>Brycon orbignyanus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	muito alta
<i>Serrapinnus notomelas</i>	Planctívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito baixa

Acestrorhynchidae

<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta

Cynodontidae

<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Piscívora	Pelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta
----------------------------	-----------	----------	------	---	------------	------------

Erythrinidae

<i>Erythrinus erythrinus</i>	Piscívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	média
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	Piscívora	Pelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Hoplias malabaricus</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta
<i>Hoplias</i> sp 1	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta

<i>Hoplias</i> sp 2	Piscívora	Bentopelágica	FECF	p	Sedentária	muito alta
<i>Hoplias</i> sp 3	Piscívora	Bentopelágica	FECF	p	Sedentária	muito alta
Siluriformes						
Callichthyidae						
<i>Callichthys callichthys</i>	Invertívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hoplosternum littorale</i>	Invertívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Leptoplosternum pectorale</i>	Invertívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	baixa
Loricariidae						
<i>Loricaria prolixa</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Loricarichthys platymetopon</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	alta
<i>Loricarichthys rostratus</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hypostomus albopunctatus</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hypostomus ancistroides</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hypostomus cochliodon</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hypostomus commersoni</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	muito alta
<i>Hypostomus heraldoi</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hypostomus microstomus</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	média
<i>Hypostomus regani</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	alta
<i>Hypostomus strigaticeps</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	baixa
<i>Hypostomus ternetzi</i>	Detritívora	Demersal	FECF	p	Sedentária	alta
<i>Megalancistrus parananus</i>	Detritívora	Demersal	FECF	t	Migratória	muito alta
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i>	Detritívora	Demersal	FECF	t	Migratória	alta
<i>Rhinelepis aspera</i>	Detritívora	Demersal	FESP	t	Migratória	alta
Heptapteridae						
<i>Pimelodella avanhandavae</i>	Piscívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Pimelodella gracilis</i>	Piscívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	média
<i>Pimelodella taenioptera</i>	Piscívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Rhamdia quelen</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta
Pimelodidae						
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	Piscívora	Demersal	FESP	t	Migratória	alta
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Planctívora	Pelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Invertívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	alta
<i>Pimelodus maculatus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Migratória	alta
<i>Pimelodus microstoma</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	média

<i>Pimelodus mysteriorus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	baixa
<i>Pimelodus ornatus</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Migratória	alta
<i>Pinirampus pirinampus</i>	Piscívora	Demersal	FECP	t	Migratória	muito alta
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	Piscívora	Demersal	FESP	t	Migratória	muito alta
<i>Sorubim lima</i>	Piscívora	Demersal	FESP	t	Migratória	alta
<i>Zungaro jahu</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	t	Migratória	muito alta
Doradidae						
<i>Ossancora eigenmanni</i>	Invertívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	baixa
<i>Platydoras armatulus</i>	Invertívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	média
<i>Pterodoras granulosus</i>	Onívora	Demersal	FESP	t	Migratória	muito alta
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	Onívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	alta
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	Invertívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	baixa
Auchenipteridae						
<i>Ageneiosus inermis</i>	Piscívora	Pelágica	FI	p	Sedentária	muito alta
<i>Ageneiosus militaris</i>	Piscívora	Pelágica	FI	p	Sedentária	alta
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Piscívora	Pelágica	FI	p	Sedentária	alta
Auchenipetridae						
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	Insetívora	Bentopelágica	FI	p	Sedentária	média
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Onívora	Demersal	FI	p	Sedentária	média
Hypopomidae						
<i>Brachyhypopomus pinnicaudatus</i>	Onívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	média
Clariidae						
<i>Clarias gariepinus</i>	Piscívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	muito alta
Gymnotiformes						
Gymnotidae						
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta
<i>Gymnotus pantanal</i>	Onívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	média
<i>Gymnotus paraguensis</i>	Onívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Gymnotus sylvius</i>	Piscívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	muito baixa
Sternopygidae						
<i>Eigenmannia trilineata</i>	Invertívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Eigenmannia virescens</i>	Invertívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta
<i>Sternopygus macrurus</i>	Invertívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta
Rhamphichthyidae						
<i>Rhamphichthys hahni</i>	Invertívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	média
Apteronotidae						

<i>Apteronotus caudimaculosus</i>	Insetívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	média
<i>Porotergus ellisi</i>	Invertívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	alta
Cyprinodontiformes						
Poeciliidae						
<i>Poecilia reticulata</i>	Invertívora	Bentopelágica	FI	p	Sedentária	muito baixa
Synbranchiformes						
Synbranchidae						
<i>Synbranchus marmoratus</i>	Insetívora	Demersal	FECP	p	Sedentária	muito alta
Perciformes						
Scianidae						
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Piscívora	Bentopelágica	FESP	p	Sedentária	muito alta
Cichlidae						
<i>Astronotus crassipinnis</i>	Onívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	média
<i>Cichla kelberi</i>	Piscívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	média
<i>Cichla piquiti</i>	Piscívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	alta
<i>Cichlasoma paranaense</i>	Piscívora	Bentopelágica	FECP	t	Migratória	muito baixa
<i>Crenicichla britskii</i>	Insetívora	Bentopelágica	FECP	t	Sedentária	baixa
<i>Crenicichla haroldoi</i>	Insetívora	Bentopelágica	FECP	t	Sedentária	baixa
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	Insetívora	Bentopelágica	FECP	t	Sedentária	baixa
<i>Crenicichla niederleinii</i>	Insetívora	Bentopelágica	FECP	t	Sedentária	média
<i>Geophagus proximus</i>	Invertívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	média
<i>Laetacara araguaiae</i>	Insetívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	muito baixa
<i>Satanoperca pappaterra</i>	Invertívora	Bentopelágica	FECP	p	Sedentária	média
Pleuronectiformes						
Achiridae						
<i>Catathyridium jenynsii</i>	Piscívora	Demersal	FESP	p	Sedentária	média

APÊNDICE 3 - Média \pm desvio-padrão das variáveis ambientais dos diferentes ambientes da planície de inundação coletados nos anos 2000, 2001, 2010 e 2011. Temp.=Temperatura; OD=Oxigênio dissolvido; Cond.=Condutividade; Turb. Turbidez; MST=Material em suspensão total; Alc. = Alcalinidade; NT=Nitrogênio Total; PT=Fósforo total.

	Temp. (°C)	OD (mg/L)	pH	Cond. ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	Secchi (metros)	MST ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Alc. ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	NT ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	PT ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)
Rio Baía	24,8 \pm 4,1	6,5 \pm 1,8	6,5 \pm 0,4	30,0 \pm 10,2	1,0 \pm 0,4	6,0 \pm 6,3	159,2 \pm 71,2	619,3 \pm 286,5	38,8 \pm 14,4
Rio Ivinhema	24,9 \pm 4,3	6,3 \pm 2,1	6,8 \pm 0,4	42,7 \pm 4,1	0,9 \pm 0,4	8,3 \pm 5,8	306,5 \pm 81,8	513,6 \pm 279,5	42,2 \pm 14,8
Rio Paraná	25,1 \pm 3,6	8,4 \pm 1,2	7,1 \pm 0,5	56,8 \pm 4,8	4,0 \pm 2,2	1,8 \pm 0,8	405,7 \pm 249,4	538,4 \pm 266	12,5 \pm 10,6
Canal Baía	24,1 \pm 4,2	5,1 \pm 1,8	6,1 \pm 0,3	27,7 \pm 9,8	1,3 \pm 0,5	3,2 \pm 3,6	142,7 \pm 68,6	535,4 \pm 242,3	35,2 \pm 10,3
Canal Cortado	25,3 \pm 4,8	7,0 \pm 0,9	7,2 \pm 0,2	61,6 \pm 4,8	1,3 \pm 0,4	4,6 \pm 1,8	517,2 \pm 424,7	647,4 \pm 321,3	20,8 \pm 12,7
Canal Curutuba	24,6 \pm 3,8	6,4 \pm 1,7	6,4 \pm 0,5	37,8 \pm 18	1,3 \pm 0,8	9,0 \pm 9,8	241,0 \pm 157,2	595,9 \pm 287,8	34,3 \pm 15,5
Canal Ipoitã	24,6 \pm 3,6	6,9 \pm 2,6	6,9 \pm 0,5	52,5 \pm 5,3	1,7 \pm 0,9	8,2 \pm 7,4	333,5 \pm 67,6	473,3 \pm 259,9	20,6 \pm 12,4
Lagoa Fechada	25,1 \pm 4,3	6,2 \pm 2,0	6,5 \pm 0,7	29,5 \pm 11,4	0,6 \pm 0,5	13,0 \pm 16,0	143,1 \pm 72,6	1042,4 \pm 682,2	97,7 \pm 68,6
Lagoa do Finado Raimundo	25,2 \pm 4,1	6,4 \pm 2,1	7,0 \pm 0,8	41,8 \pm 4,0	0,7 \pm 0,4	7,4 \pm 7,9	328,5 \pm 75,1	651,5 \pm 349,4	44,8 \pm 13,4
Lagoa das Garças	25,1 \pm 3,3	7,2 \pm 1,2	6,9 \pm 0,6	51,2 \pm 10,9	1,0 \pm 0,4	8,3 \pm 7,1	346,0 \pm 74,9	548,7 \pm 252,6	40,0 \pm 15,8
Lagoa do Gavião	24,6 \pm 4,1	4,4 \pm 2,1	6,1 \pm 0,3	26,9 \pm 10,7	1,4 \pm 0,4	2,4 \pm 2,2	141,8 \pm 79,8	539,8 \pm 279,3	35,9 \pm 12,4
Lagoa Guaraná	24,3 \pm 3,9	5,1 \pm 2,1	6,2 \pm 0,3	32,6 \pm 8,7	0,8 \pm 0,4	8,1 \pm 14,2	149,9 \pm 76,5	941,2 \pm 472,1	60,7 \pm 34,0
Lagoa da Onça	24,8 \pm 4,1	4,9 \pm 2,5	6,2 \pm 0,4	28,7 \pm 8,7	1,1 \pm 0,6	5,2 \pm 11,7	162,2 \pm 61,7	610,7 \pm 276,8	34,0 \pm 10,9
Lagoa dos Patos	24,5 \pm 4,0	5,1 \pm 2,8	6,6 \pm 0,5	41,8 \pm 9,1	1,1 \pm 0,9	7,7 \pm 12,1	278,1 \pm 66,0	644,0 \pm 293,2	39,8 \pm 15,2
Lagoa das Perobas	24,9 \pm 4,3	5,6 \pm 2,4	6,6 \pm 0,4	35,2 \pm 7,1	0,8 \pm 0,3	5,5 \pm 6,4	251,7 \pm 78,4	582,3 \pm 297,5	38,1 \pm 11,8
Lagoa Pousada das Garças	24,9 \pm 4,3	5,3 \pm 2,0	6,5 \pm 0,7	31,7 \pm 12,1	1,0 \pm 0,5	3,2 \pm 3,7	258,1 \pm 315,8	601,7 \pm 306,8	46,0 \pm 11,4
Ressaco	25,3 \pm 4,3	6,6 \pm 1,8	6,9 \pm 0,4	55,4 \pm 4,7	1,6 \pm 0,5	3,8 \pm 2,5	431,1 \pm 211,0	544,3 \pm 270,7	21,0 \pm 15,8

do Pau Veio										
Lagoa Sumida	24,7±3,8	5,5±2,3	6,6±0,9	38,6±8,6	0,9±0,7	11,3±16,2	194,9±113,3	691,0±355,3	46,3±17,5	
Lagoa Ventura	24,8±3,9	6,5±2,1	7,0±0,5	43,1±6,8	0,5±0,5	10,0±10,9	250,3±95,5	739,2±338,5	53,7±20,4	
Lagoa Zé do Paco	24,9±4,3	3,4±1,8	6,3±0,2	36,7±7,7	1,6±0,7	1,7±1,4	250,2±83,4	520,8±252,0	27,8±10,4	
