

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

EDUARDO RIBEIRO DA CUNHA

**Padrões emergentes da montagem de comunidades de peixes e sua relação com fatores estruturadores, como a complexidade de *habitat*, invasão de espécies e processos temporais**

Maringá  
2017

EDUARDO RIBEIRO DA CUNHA

**Padrões emergentes da montagem de comunidades de peixes e sua relação com fatores estruturadores, como a complexidade de *habitat*, invasão de espécies e processos temporais**

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 de título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá  
2017

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

C972p

Cunha, Eduardo Ribeiro da, 1987-

Padrões emergentes da montagem de comunidades de peixes e sua relação com fatores estruturadores, como a complexidade de *habitat*, invasão de espécies e processos temporais / Eduardo Ribeiro da Cunha. -- Maringá, 2017.

91 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. Ecologia de comunidades - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Macrófitas aquáticas - Comunidades, Ecologia de - 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. -577.8209816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

EDUARDO RIBEIRO DA CUNHA

**Padrões emergentes da montagem de comunidades de peixes e sua relação com fatores estruturadores, como a complexidade de *habitat*, invasão de espécies e processos temporais**

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 de título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Universidade Estadual de Maringá (UEM) (Presidente)

Prof. Dr. Rômulo Diego de Lima Behrend  
Centro Universitário de Maringá (UniCesumar)

Prof. Dr. Natália C. Lacerda Santos  
Universidade Estadual de Maringá – UEM Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira  
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR), *Campus Londrina*

Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule  
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Aprovada em: 31 de agosto de 2017.

Local da defesa: Auditório, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Dedico aos que se guiam  
por seus sonhos.*

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Sidinei Magela Thomaz, pela oportunidade, aprendizado e exemplo.

À todos os grandes amigos, companheiros de pós graduação, que foram importantíssimos em minha formação.

À todos os amigos e companheiros de laboratório, em especial Nayara Louback Franco, Mario Sérgio Dainez, Emanuel Giovani Cafofo Silva, Douglas Costa Souza, Raytha Murillo e Mikaela Pulzatto pelas risadas, discussões sobre ciência e companheirismo no dia-a-dia.

À todos os docentes, que de alguma forma contribuíram para minha formação acadêmica, garantindo motivação, exemplo e treinamento científico, em especial professores Kirk Winemiller, Roger Paulo Mormul, Sidinei Magela Thomaz, Luís Carlos Gomes, Ângelo Antônio Agostinho, Edson Fontes de Oliveira e Jean Ricardo Simões Vitule.

Aos professores Dr. Rômulo Diego de Lima Behren, Dra. Natália C. Lacerda Santos, Dr. Edson Fontes de Oliveira e Dr. Jean Ricardo Simões Vitule por aceitarem a participação da banca.

À gentil equipe da secretaria e biblioteca, em especial Aldenir Cruz Oliveira, Jocemara Celestino dos Santos, Maria Salete Ribelatto Arita e João Fábio Hildebrandt pelo suporte incondicional.

À Thays Pretti, minha companheira e fortaleza de todos os momentos.

Ao Nupélia, pela infra-estrutura.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA).

Aos meus pais pelo apoio.

E à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Fundação Araucária e Itaipu binacional pelo suporte financeiro durante minha formação.

Aos funcionários vinculados ao Nupélia, que garantem suporte ao trabalho de campo, especialmente Valmir Teixeira, Valdenir Ferreira de Souza, Sebastião Rodrigues, Celso Pereira dos Santos e Alfredo Soares da Silva.

*It is by logic that we prove,  
but by intuition that we discover.  
To know how to criticize is good,  
to know how to create is better.*

(Henri Poincaré)

## **Padrões emergentes da montagem de comunidades de peixes e sua relação com fatores estruturadores, como a complexidade de *habitat*, invasão de espécies e processos temporais**

### **RESUMO**

O conjunto de processos subjacentes à estrutura da comunidade geralmente é chamado de regras de montagem. Os padrões emergentes do processo de montagem das comunidades têm sido utilizados para avanços teóricos e práticos na ecologia, permitindo o avanço de áreas como as respostas das espécies em relação a gradientes ambientais e variações temporais. Utilizou-se análises de padrões emergentes para avaliar a estrutura da assembleia de peixes em uma planície de inundação Neotropical. Alguns fatores investigados foram a complexidade estrutural oferecida por macrófitas aquáticas, processos de invasão e variação temporal na estrutura de metacomunidades. Primeiramente, investigou-se a relação entre a complexidade de *habitat* e padrões resultantes da montagem de comunidades de peixes de pequeno porte em bancos de macrófitas (diversidade  $\alpha$ ,  $\beta$  e coocorrência entre espécies de peixes). Investigou-se também outros aspectos, como a variação em componentes da diversidade  $\beta$  em resposta à invasão de uma espécie piscívora. Utilizou-se também padrões resultantes da montagem de comunidades para investigar a variação temporal na estrutura de metacomunidade de peixes. Os principais resultados relacionados ao papel da complexidade de *habitat* indicam relação unimodal das diversidades  $\alpha$  e  $\beta$  e dos padrões de coocorrência entre espécies de peixes com essa variável estruturadora. Isso indica que a complexidade influencia processos ecológicos relacionados ao modo que as espécies respondem a condições ambientais e como respondem umas às outras, o que demonstra que a complexidade de *habitat* é um importante estruturador da comunidade de peixes. Em relação a variação dos componentes da diversidade  $\beta$  em resposta à invasão de uma espécie piscívora, os resultados encontrados indicam que a comunidade de peixes residente sofre aninhamento em resposta à introdução de uma espécie piscívora. Isso indica que efeitos do predador invasor são seletivos em relação à determinadas espécies e que, porque algumas espécies alvo podem ser extinguidas, é possível que funções ecológicas sejam perdidas ao longo desse processo. Com relação a variação temporal na estrutura de metacomunidades, os resultados encontrados indicaram que, nas assembleias de peixes, a estrutura da metacomunidade pode variar entre os tipos aleatória e perda agrupada de espécies. Isso indica que, em determinados momentos, as espécies podem responder à fatores ambientais distintos, gerando padrões de estrutura de metacomunidade muito complexos ou, até mesmo, aleatórios e, em outros momentos, determinados grupos de espécies com as mesmas limitações ambientais são filtradas ocasionando a perda agrupada de espécies. Essas estruturas variaram ao longo das curtas escalas temporais, denotando certa sazonalidade. Além disso, a variação sazonal se distinguiu ao longo da ampla escala temporal, o que indica que os mecanismos que determinam a sazonalidade da estrutura da metacomunidade podem mudar ao longo do tempo. Em conclusão, foi possível explorar a relação entre a complexidade estrutural do *habitat*, processos de invasão e sazonalidade com padrões emergentes da assembleia de peixes. Tais resultados trazem *insights* a respeito dos processos subjacentes do sistema investigado.

**Palavras-chave:** Montagem de comunidades. Estruturação do *habitat*. Coocorrência. Coexistência. Metacomunidades.



## **Emerging patterns of fish community assembly and their relationship with structuring factors, such as habitat complexity, species invasion, and temporal processes**

### ***ABSTRACT***

The set of processes underlying the community structure is often called assembly rules. Emerging patterns of the community assembly are used for theoretical and practical advances in ecology, allowing the advance of areas such as species responses to environmental progress. Analyses of emerging patterns were used to evaluate a fish assemblage structure in a Neotropical floodplain. These explanatory factors are related to the structural complexity offered by aquatic macrophytes, invasion processes and temporal variation in the structure of metacommunities. The relationships between a habitat complexity and patterns resulting from the community assembly of small fish in macrophyte stands ( $\alpha$  and  $\beta$  diversity and co-occurrence among fish species) were investigated. In addition, the relationship between emergent patterns of the community assembly (components of diversity) in response to the invasion of a predatory fish species was also investigated. Moreover, patterns resulting from the community assembly of fish assemblages were used to investigate variation in metacommunity structure for this group of organisms. The main results related to the role of habitat complexity indicate a unimodal relationship of diversity and co-occurrence patterns among fish species with this explanatory variable. This indicates that complexity drives ecological processes related to how species respond to environmental conditions and how they respond to each other, which demonstrates that habitat complexity is an important driver of the structure of fish assemblages. Regarding the relationship between emergent patterns of the community assembly (components of diversity) in response to the invasion of a predatory fish, the results indicated that the resident fish community becomes nested with the introduction of the invader. This indicates that effects of the invasive predator are selective towards some species and, because some species can be extinguished, it is possible that ecological functions are lost throughout the invasion process. Regarding the temporal variation in the structure of metacommunities, the results found indicated that, for fish assemblages, metacommunity structure can vary among random and clumped species loss. This indicates that, during certain times, as species may respond to distinct factors and generate very complex or even random patterns of metacommunity structure, and, during other moments, certain groups of species are filtered out in a given environmental condition, which leads to clumped species loss. These structures varied along the short temporal scales, denoting a certain seasonality. In addition, the seasonal variation was distinguished along the large temporal scale, which indicates that the mechanisms driving seasonality of the metacommunity structure may change over time. In conclusion, general results allowed to infer about the potential effects of habitat structural complexity, invasion processes and seasonality on emerging patterns of the fish assemblage. These results provide insight on the underlying processes within the investigated ecosystem.

**Keywords:** Community assembly. Species co-occurrence. Species coexistence. Metacommunity.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Journal of Fish Biology*.  
Disponível em:  
<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1095-8649/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1095-8649/homepage/ForAuthors.html)>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>10</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>13</b>
<b>2</b>	<b><math>\alpha</math> AND <math>\beta</math> DIVERSITY OF FRESHWATER FISHES IN RELATION TO HABITAT COMPLEXITY INDICATE A TRADE-OFF BETWEEN ENVIRONMENTAL FILTERING AND SPECIES INTERACTION</b> .....	<b>15</b>
2.1	INTRODUCTION .....	17
2.2	METHODS .....	20
2.2.1	<i>Study site</i> .....	20
2.2.2	<i>Sampling procedure</i> .....	21
2.2.3	<i>Statistical analysis</i> .....	22
2.3	RESULTS .....	26
2.4	DISCUSSION .....	33
	<b>REFERENCES</b> .....	<b>37</b>
<b>3</b>	<b>SPECIES NESTEDNESS BUT NOT TURNOVER EMERGES FROM COMMUNITY ASSEMBLY DURING INVASION BY A VORACIOUS PREDATOR IN FISH ASSEMBLAGES</b> .....	<b>43</b>
3.1	INTRODUCTION .....	45
3.2	METHODS .....	48
3.2.1	<i>Study site</i> .....	48
3.2.2	<i>Sampling procedure</i> .....	49
3.2.3	<i>Statistical analysis</i> .....	50
3.3	RESULTS .....	51
3.4	DISCUSSION .....	55
	<b>REFERENCES</b> .....	<b>58</b>
	APPENDIX .....	61
<b>4</b>	<b>ESTRUTURA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM ECOSISTEMAS DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO: RESULTADOS DE VARIAÇÕES DE CURTO E LONGO PRAZO</b> .....	<b>62</b>
4.1	INTRODUÇÃO .....	64
4.2	MÉTODOS .....	68
4.2.1	<i>Área de estudo</i> .....	68
4.2.2	<i>Procedimento amostral</i> .....	70
4.2.3	<i>Análises estatísticas</i> .....	71
4.3	RESULTADOS .....	76
4.4	DISCUSSÃO .....	80
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>84</b>
	APÊNDICE.....	88
<b>5</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>90</b>

# 1 INTRODUÇÃO GERAL

O conjunto de processos subjacentes à estrutura da comunidade geralmente é chamado de regras de montagem (Weiher e Keddy 2001). Tais regras refletem aspectos ecológicos que regulam os padrões emergentes das comunidades, os quais podem ser categorizados em três tópicos principais que são (i) as restrições ambientais; (ii) as interações entre espécies, e (iii) as habilidades de dispersão (Belyea e Lancaster 1999).

As análises dos padrões emergentes do processo de montagem das comunidades têm permitido avanços teóricos e práticos na ecologia, tais como melhor compreensão das respostas das espécies aos gradientes ambientais (Patterson and Atmar, 1986; Ulrich et al. 2009), à coexistência entre espécies (Diamond 1975; Gotelli & McCabe, 2002) e de estrutura de metacomunidades (Presley et al. 2010). Tais avanços têm favorecido a compreensão da estrutura das comunidades por uma perspectiva mais integrativa e holística. Por exemplo, as análises simultâneas dos padrões resultantes da interação entre as espécies (escala local), dos padrões resultantes do efeito de filtros ambientais (escalas locais e intermediárias) e dos padrões resultantes da dinâmica de metacomunidades (escalas amplas) podem levar à inferências mais conclusivas a respeito dos processos ecológicos.

Nesse trabalho foram utilizadas abordagens de análise de padrões emergentes de comunidades para avaliar alguns aspectos relacionados à estrutura da assembleia de peixes. As investigações incluíram a variação desses aspectos em relação aos fatores ambientais, coocorrência entre espécies, processos de invasão e estrutura de metacomunidades. Tais aspectos foram tratados em 3 capítulos os quais são brevemente apresentados abaixo.

No primeiro capítulo, foi investigada a relação entre a complexidade de *habitat* e padrões resultantes da montagem de comunidades de pequenos peixes em bancos de macrófitas enraizadas com estruturas flutuantes. A complexidade do *habitat* pode ser determinada pela densidade de

estruturas físicas dispostas no ambiente (McCoy e Bell 1991), aspecto que influencia a diversidade de *habitat* disponíveis e a força das interações intra- e interespecíficas dos organismos associados (e.g., competição, predação) (Tokeshi e Arakaki 2012). Foram avaliados os padrões emergentes de diversidade local ( $\alpha$ ) e de variação na diversidade local ( $\beta$ ), bem como os padrões de coocorrência entre as espécies ao longo de um gradiente de complexidade de *habitat* (diferentes níveis de biomassa de mecrófitas). Considerando avanços teóricos que levam à dedução de que o aumento da complexidade de *habitat* pode favorecer muitas espécies até um ponto ótimo a partir do qual passa a prejudicá-las (Tokeshi e Arakaki 2012), as hipóteses testadas foram: as diversidades  $\alpha$  e  $\beta$  estão relacionadas à complexidade do *habitat* de forma quadrática e o gradiente de complexidade do *habitat* leva ao aumento na coocorrência entre espécies. Os resultados da diversidade  $\alpha$  e  $\beta$ , assim os resultados da coocorrência entre espécies de peixes, levam à ideias sobre a interrelação desses aspectos e como essa interrelação regula a montagem das comunidades.

No segundo capítulo, foi investigada a relação entre padrões emergentes da assembleia de peixes com o processo de invasão pela espécie piscívora *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira 2006. Mudanças nos padrões estruturais da assembleia (como aspectos de substituição de espécies e aninhamento) podem evidenciar alterações substanciais nos mecanismos estruturadores (Leibold e Mikkelsen, 2002). Entretanto, esses mecanismos são pouco avaliados no contexto de invasão de espécies. A abordagem utilizada consiste em avaliar padrões de aninhamento e de substituição de espécies com o objetivo de detectar possíveis alterações nas regras de montagem das assembleias e indicar a natureza de possíveis efeitos negativos sobre a assembleia residente. Por exemplo, junto com o aumento na abundância do invasor, o aumento no aninhamento de espécies ao longo do tempo pode revelar um potencial efeito seletivo do invasor sobre espécies residentes (i.e., algumas espécies são severamente afetadas produzindo um padrão de perda de espécies na montagem das comunidades). Em contraste, o aumento na substituição de espécies pode revelar a introdução de fatores restritivos, que são estocásticos quanto ao efeito sobre as espécies residentes (i.e., espécies são aleatoriamente afetadas produzindo um padrão de alta substituição). Tal abordagem foi

aplicada no contexto de invasão do peixe predador *C. kelberi* em um reservatório localizado no Alto Rio Paraná para investigar a natureza de possíveis efeitos negativos do invasor sobre a assembleia de peixes residente. Os padrões emergentes de aninhamento possibilitaram a discussão a respeito da introdução de fatores restritivos ao longo do processo de invasão e permitiram a aplicação da abordagem para avaliações iniciais de processos de invasão e monitoramento de áreas com alta possibilidade de que esses eventos aconteçam.

Por fim, no último capítulo, foram utilizados padrões resultantes da montagem de comunidades para investigar a variação temporal na estrutura de metacomunidade de peixes. Tal abordagem se baseia no modelo teórico proposto por Presley et al. (2010, aperfeiçoado de Leibold e Mikkelsen (2002)) que sugere a classificação de estruturas de metacomunidades de acordo com uma série de elementos descritores. Esses elementos são dados pela (i) coerência das espécies (i.e., constância de ocorrências de espécies ao longo do gradiente ambiental), pela (ii) substituição de espécies (tendência de que as espécies sejam substituídas ao longo do gradiente) e pelo (iii) agrupamento dos limites de distribuição das espécies (quanto os limites de distribuição das espécies são agrupados ao longo do gradientes ambiental), os quais permitem a classificação das metacomunidades em uma de 14 diferentes categorias (e.g., Clementsiana, Gleasoniana, Perda de espécies hiperdispersa, etc.). Nesse contexto, foi avaliada a variação na classificação da metacomunidade de peixes ao longo de curtos intervalos sazonais e ao longo de uma década de amostragens na planície de inundação do Alto Rio Paraná. Esse ambiente apresenta inúmeros barramentos, os quais foram mais intensamente instalados a partir da década de 1980, e causam impactos locais severos como a oligotrofização. Apesar disso, eventos de inundação ainda permanecem no último trecho de fluxo livre, o qual é um dos principais fatores estruturadores das comunidades aquáticas (Junk et al. 1989). Considerando esses principais aspectos, mudanças sazonais (possivelmente ocasionadas pelo pulso) e mudanças ao longo da década (possivelmente ocasionadas pela intensificação dos barramentos) na estrutura da metacomunidade foram esperadas. Considerando que (i) ecossistemas locais na planície se comportam como

compartimentos que podem interagir (período de cheia) ou não (período de seca) e (ii) que os processos relacionados aos filtros ambientais locais se intensificam durante os períodos de seca, enquanto que, durante os períodos de cheia, os ecossistemas tendem a se homogeneizar (Thomaz et al. 2007), foi postulada a hipótese de que a metacomunidade segue uma estrutura de perda agregada de espécies durante a seca e uma estrutura aleatória durante a cheia. Além disso, considerando que os impactos locais causados por barragens se intensificaram ao longo do tempo devido as alterações severas na qualidade do *habitat*, foi esperado que padrões emergentes de perda de espécies se tornassem mais fortes ao longo do período de uma década de amostragem. A variação na classificação da metacomunidade ao longo dos curtos períodos sazonais e ao longo do período de uma década de amostragem permitiram a discussão de mecanismos estruturadores subjacentes.

## REFERÊNCIAS

- Diamond, J. (1975) Assembly of species communities. In: Cody, M.; and Diamond, J. (eds.) Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp 342–344.
- Gotelli, N.J.; e McCabe, D.J. (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of jm diamond's assembly rules model. Ecology 83: 2091–2096.
- Junk, W. J.; Bayley, P.B.; e Sparks, R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. In Proceedings of the International Large River Symposium - Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci 106: 110–127.
- Leibold, M.A.; e Mikkelsen, G.M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. Oikos 97: 237–250.
- McCoy, E.D.; e Bell, S.S. (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: Bell, S.; McCoy, E.D.; e Mushinsky, H.R. (eds) Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, 3–27.
- Presley, S.J.; Higgins, C.L.; e Willig, M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. Oikos 119: 908–917.
- Tokeshi, M.; e Arakaki, S. (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. Hydrobiologia 685: 27–47.

- Thomaz, S.M.; Bini, L.M. e Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1–13.
- Ulrich, W.; Almeida-Neto, M.; e Gotelli, N.J. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3–17.
- Weiher, E. e Keddy, P. eds., 2001. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.



## **2 $\alpha$ AND $\beta$ DIVERSITY OF FRESHWATER FISHES IN RELATION TO HABITAT COMPLEXITY INDICATE A TRADE-OFF BETWEEN ENVIRONMENTAL FILTERING AND SPECIES INTERACTION**

### **ABSTRACT**

Fish  $\alpha$  diversity can respond to increasing habitat complexity in a quadratic shaped trend. While more food, shelter and microhabitat diversity come out with increasing density of macrophytes, after a certain threshold, the plant density can limit fish species due to body size limitation and hypoxia. Similar patterns are expected for  $\beta$  diversity due to the same limiting conditions, and predictions of both  $\alpha$  and  $\beta$  diversity lead to expected changes in co-occurrence. We investigated the relationship of fish  $\alpha$  and  $\beta$  diversity, and co-occurrence with habitat complexity provided by macrophytes. We sampled a total of 1,832 small fish (24 spp.) in a gradient of macrophyte density (habitat complexity) within stands of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth.  $\alpha$  diversity correlated with plant density in a quadratic shape, and also correlated negatively with oxygen content distance from macrophyte edge. Variation in total  $\beta$  diversity correlated with plant density in a quadratic shape and correlated with oxygen content linearly. Variation in species turnover correlated with plant density as observed for total  $\beta$  diversity, but did not correlate with oxygen content. In contrast, variation in species nestedness showed the opposite. Species co-occurrence correlated with plant density, as well as with oxygen content and distance from macrophyte edge. The number of strong species-to-species correlation increased when correlating with plant density and the other environmental variables. Our results show that low levels of complexity commonly present lower  $\alpha$  diversity, as commonly reported, and this, according to our findings, can increase species turnover. In addition, increasing habitat complexity can restrict fish size, so, possibly, some larger species can only occupy extremely complex habitats during initial development stages. Thus, because a restricted size is required a limited number of colonizers from different species are able

to occupy these habitats, and so,  $\alpha$  diversity decreases and species turnover increases. Oxygen content is likely to play an important role structuring  $\beta$  diversity too. As expected, oxygen content affects species nestedness by filtering out those species with no adaptation to resist hypoxia. Finally, fish species tend to coexist more in intermediate levels of habitat complexity and in non-restrictive oxygen concentrations. This, together with outcomes of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity, suggest that most fish species apparently are displaced to intermediate levels of complexity where their coexistence should be less detrimental than in too low and too high levels of habitat complexity, where predation, competition, and harsh environmental conditions might be stronger.

**Keywords:** Habitat structure, Co-occurrence, Turnover, Replacement, Nestedness, Community ecology, Floodplain, Paraná River, Brazil.

## 2.1 INTRODUCTION

Understanding the mechanisms that yield biodiversity patterns is perhaps the most intriguing and longest-standing challenges in ecology (Whittaker 1960; 1972). Different factors can influence local diversity ( $\alpha$ ) and its variation ( $\beta$ ) within species pool ( $\gamma$ ) at different scales of space and time (Fukami 2004). Moreover, components of species diversity are interdependent, so that, underlying patterns on local scales are directly related to species pool (Loreau 2000; Gering and Crist 2002; Fukami 2004; Kraft et al. 2011; Mittelbach and Schemske 2015). Outcomes of species diversity over different components can reveal processes taking place at different spatial scales and can yield insights into mechanisms regulating community assembly (Leibold and Mikkelson 2002; Kraft et al. 2011).

Habitat complexity is an important factor affecting species diversity (MacArthur and MacArthur 1961; Tews et al. 2004; Kovalenko et al. 2012). Habitat complexity often is characterized as the density or diversity of habitat forming structures (Tokeshi and Arakaki 2012; McCoy and Bell 1991) that affect habitat suitability for species (MacArthur and MacArthur 1961) as well as intra- and inter-specific interactions (Huffaker 1958; Gause 1934). Habitat complexity can be estimated at different spatial scales, e.g. from particle-size of sediments to forest canopies (MacArthur and MacArthur 1961; Etter and Grassle 1992). Landscape mosaics arise when habitat patches have different levels of structural complexity (August 1983), and differential complexity of patches can influence species co-existence and diversity (Arrington et al. 2005; Sarty et al. 2006; Farh and Kalko 2011).

The relationship between  $\alpha$  diversity and habitat complexity frequently has been shown to be positive, inferring that more complex habitats have more microhabitats that provide refuge from predation and diverse food resources (MacArthur and MacArthur 1961, Rozas and Odum 1988, Sánchez-Botero et al. 2007). However, beyond an optimum level of complexity, excessive density

of structures may lead to a decline in  $\alpha$  diversity. For example, extremely high density of physical structures would reduce interstitial spaces habitable for large organisms. In aquatic ecosystems, high densities of aquatic plants can result in large diurnal shifts in dissolved oxygen concentrations leading to aquatic hypoxia during the night (Miranda and Hodges 2000, Miranda et al. 2000). When extreme structural complexity diminishes diversity, a quadratic (humped-shaped) relationship should emerge between  $\alpha$  diversity and habitat complexity. Such a relationship would suggest the existence of opposing mechanisms on local community assembly (Crowder and Cooper 1979, Heck Jr. and Orth 1980, Diehl and Kornijow 1998, Tokeshi and Arakaki 2012).

Despite the relationship of habitat complexity with species richness is well described, few attempts correlated  $\beta$  diversity with habitat complexity and approaches involving both components of diversity are even rarer. Regardless of this gap, patterns of  $\beta$  diversity also would emerge along gradients of habitat complexity. For example, restrictive factors to species colonization related to increasing predation or harsh environmental conditions can lead to stochasticity in species colonization causing increasing species turnover towards extreme levels of habitat complexity. Another potential outcome of  $\beta$  diversity within habitat complexity is related with species nestedness, indicating that subgroups of the species pool are filtered out. Because species that are adapted in terms of escaping predators or present smaller body sizes can be filtered towards extreme levels of habitat complexity, one may expect species loss towards extreme levels of habitat complexity, leading to nestedness patterns.

Several studies investigating the effects of habitat complexity on diversity have been performed in tropical aquatic ecosystems (Willis et al. 2005; Arrington et al. 2005; Dibble & Pelicice 2010). Fish are good model organisms for testing hypotheses about habitat complexity because many species respond strongly to changes in physical structures of habitat (Willis et al. 2005). Floodplain lakes in the tropics encompass a great diversity of sizes, shapes and environmental conditions, including aquatic macrophyte biomass and diversity (Dibble & Pelicice

2010). Aquatic macrophyte beds vary greatly in terms of the density of plant structures, the major determinant of habitat complexity in littoral zones.

Here, we analyzed fish survey data along gradients of aquatic macrophyte density in floodplain lakes of the Paraná River in Brazil to investigate the relationship of species diversity ( $\alpha$  and  $\beta$  components) and co-occurrence with habitat complexity. We addressed a series of questions. Do  $\alpha$  and  $\beta$  diversity of fish assemblages differ from diversity derived from a random partitioning of regional diversity? If yes, how is habitat complexity related to species diversity components? Also, how do patterns of species co-occurrence relate to habitat complexity? Is composition of local fish assemblages associated with variation in dissolved oxygen concentration? To address these questions we used four analytical approaches: additive partitioning of species diversity to assess nonrandom structure (Crist et al. 2003); linear regression and multivariate constrained ordination to assess whether  $\alpha$  and  $\beta$  diversity relate to habitat complexity and dissolved oxygen (Legendre and Legendre 2003; Anderson and Willis 2003); and joint models to assess simultaneously interactions across taxa and response of abundance to habitat complexity and dissolved oxygen (Warton et al. 2015). The last approach, in particular, may reveal species co-occurrence patterns that arise from similar responses to environmental factors or inter-specific interactions, either antagonistic or positive (Warton et al. 2015).

We hypothesized that  $\alpha$  and  $\beta$  diversity is related to habitat complexity in a quadratic shape and the habitat complexity gradient leads to increasing species co-occurrence. We further predicted that (i)  $\alpha$  and  $\beta$  diversity patterns are different from those expected in random assemblages; (ii) along a gradient of habitat structural complexity,  $\alpha$  diversity increases until an optimum level but decreases after that; (iii) along a gradient of habitat structural complexity,  $\beta$  diversity decreases to a minimum at intermediate levels of complexity but increases with greater complexity, and this pattern is consistent with patterns of species turnover and nestedness; and (iv) along a gradient of habitat structural complexity, abundance of most species attains an optimum

at an intermediate level of habitat complexity and decreases after that, and therefore among-species correlations are positive across habitat complexity gradients.

## 2.2 METHODS

### 2.2.1 Study area

Samplings were carried out in natural lakes in the floodplain of the Baía River, a black water tributary of the Upper Paraná River, in Brazil. In this region, the Baía and Paraná rivers meander over a broad alluvial plains (Stevaux 1994, Orfeo and Stevaux 2002, Agostinho et al. 2004a), comprising an extensive area (28,106 km<sup>2</sup>) that experiences a reasonably seasonal variation in water level (Agostinho et al. 2000, 2004a). Geological formation is predominantly consisted by sedimentary and volcanic rocks (Stevaux 1994, Orfeo and Stevaux 2002) and the alluvial landscape is composed by a myriad of lakes, ponds, secondary channels and swamps (Stevaux 1994, Agostinho et al. 2004a, Stevaux and Souza 2004). Within the floodplain, the flatter topography in Baía river drainage area produces almost non-defined limit between the river channel and adjacent lakes and flooded areas (Stevaux and Souza 2004), characterizing a highly connected landscape. Lakes in the area are generally shallow (depth < 3 m; Stevaux and Souza 2004) and the extensive littoral zones contain large stands of aquatic macrophytes.

For the whole floodplain, fish diversity encompass more than 270 species (Agostinho et al. 2004b, 2007a) and observational studies report slightly greater  $\alpha$  diversity and remarkable more individuals in domains of Baía River (Fernandes et al. 2009). Several predatory species make part of species pool, such as the abundant *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz 1829), *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006, *Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes 1840), *Rhaphiodon vulpinus* Spix & Agassiz 1829 and *Astronotus crassipinnis* (Heckel 1840) (Agostinho et al. 2004b, 2007a; Gomez et al. 2012; Agostinho unpublished data). These species are pelagic

and active, and such a great connectivity between habitats allow them to occur all over the landscape. Differently from predators, many small species (~4 cm; e.g., *Moenkhausia* and *Serrapinus* spp.) and juvenile of large species inhabit macrophyte stands. These fishes are dispersion-limited and commonly enter macrophyte stands to feed and for cover as a refuge from predators (Delariva et al. 1994, Agostinho et al. 2007b, Gomes et al. 2012, Lopes et al. 2015).

Macrophyte stands in the area are predominantly formed by *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, and *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. Both macrophytes provide similar structuring architecture, growing across the water surface and disposing stem-like structures and bunches of roots along the water column.

### 2.2.2 Sampling procedure

Field collection was performed in four lakes in December 2011. In each floodplain lake, we randomly selected two vegetation mats dominated by mixtures of *E. azurea* and *E. crassipes*, imposing an *a priori* condition of visual differences in density of macrophytes between the stands. Stand area was  $\geq 400 \text{ m}^2$  and were separated from each other by a minimum distance of 100 m. Within stands, we established transects, across which, we took samples at six locations. Each 15-m transect began at the border between open water and the macrophyte stand, and was oriented through vegetation towards the shoreline, with locations positioned 3 m apart. Transects contributed to achieve a continuous of sampled habitat complexity due to the quietly random spatial variation in macrophyte density across stands (i.e., from dense patches to with no-macrophyte, which parallels gaps in tropical forests).

For sampling small-sized fishes we used 0.3 m x 0.3 m x 0.3 m passive box-trap made with plexiglass (see details in Dibble and Pelicice 2010 and Lopes et al. 2015). This device enables a representative sampling of the small-sized fish assemblage by effective capturing individuals, and most importantly in our study, by causing no changes in habitat structure prior to or during capture

(Ribeiro and Zuanon 2006). Therefore, this device should provide a valid sample of the fishes present within a given patch of aquatic vegetation. The traps were set up in each sampling location at 7:00 am, and were inspected for fish each 12 h during a 24-h survey. Fish were counted, measured (for standard length – SL) and identified to species level according to Graça and Pavanelli (2007), and  $\alpha$  diversity of fish was recorded as species richness of the sample per trap day.

To characterize physical and chemical aspects of habitat at each trap location, we measured the following parameters at 0.4 m depth using a YSI probe and digital meters: dissolved oxygen ( $\text{mg L}^{-1}$ ), pH, conductivity ( $\mu\text{S m}^{-1}$ ), and temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ). Water depth (m) also was measured using a meter stick. Measures were taken in each inspection for fish and were considered as a mean value. In general, oxygen plays a major role regulating fish distribution within macrophyte stands (see for example Lopes et al. 2015), so we considered this environmental factor as an explanatory variable in our further analysis. In addition, to characterize physical structure of the habitat provided by macrophytes we collected plant density next to each trap after finishing fish sampling. All plant material contained inside a 0.5 x 0.5 m quadrat were collected, separated into emergent and submerged structures (including stems and roots) and dried ( $60^{\circ}\text{C}$ ) to a constant weight (DW). Only the submerged portions of macrophytes were used in the analysis. Submerged biomass of macrophyte was expressed as density ( $\text{Kg DW L}^{-1}$ ), given that depth values allowed us to estimate the volume of water column occupied by plant structures (proxy of habitat complexity).

### 2.2.3 Statistical analysis

#### *Additive partition of species diversity*

We partitioned the total diversity observed in samples within  $\alpha$  and  $\beta$  diversity components and used null models to assess if the observed partition is structurally different from expected by



random. A  $\alpha$  and  $\beta$  diversity structure departing from random indicates that individuals are not randomly distributed among samples suggesting effects of ecological structuring mechanisms (Crist et al. 2003). These results provides basis for our hypothesis testing on habitat complexity and other environmental factors affecting different levels of diversity. Diversity partitioning were performed using additive framework and was based in individual randomizations according Crist et al. (2003). Null models were built under 9999 randomizations and used to compare with observed values. Analysis were performed in vegan package (Oksanen et al. 2016) in R environment.

#### *$\alpha$ diversity and explanatory variables' associations*

Fish  $\alpha$  diversity was regressed against explanatory variables using linear regression. Prior assessments to test for mixed effects of sampling design were proceeded according to Zur et al. (2009), and simple fixed-effect model provided best model structure. Model selection using Akaike Information Criterion ( $AIC_C$ , a corrected second-order criterion) were used on subsets of different combination of explanatory variables. Most parsimonious models were those with  $\Delta_i AIC_C < 2$  (Burnham and Anderson 2002), and multimodel inference approach were used when necessary (i.e, model averaging for more than one most parsimonious model; Burnham and Anderson 2002). Explanatory variables used were macrophyte density, macrophyte density squared – to enable quadratic shape responses, oxygen content and distance from the border between open water and macrophyte stand. During model selection, second order term for macrophyte density was conditioned to compose only models that including macrophyte density. Before analyses, square root transformations were applied when necessary to linearize relationships and improve the fit of data to normal distributions. Analyses were performed in R environment, using vegan, MuMIn and nlme packages (Barton, 2012; Pinheiro et al., 2013; Oksanen et al. 2016).

### *β diversity and explanatory variables' associations*

Measurements of  $\beta$  diversity for fish species were determined using indexes of Podani family derived from the Ružička coefficient. The total  $\beta$  diversity, as well as the turnover and nestedness components of  $\beta$  diversity were expressed as dissimilarity matrices and were obtained using species abundance data (see Podani et al. 2013 and Legendre 2014). In order to obtain to contribution of each sample to variation in each component of  $\beta$  diversity we calculated local contribution to  $\beta$  diversity indexes (LCBD; Legendre and De Caceres 2013). Relationships of variation in total  $\beta$  diversity, turnover and nestedness with explanatory variables were assessed using constrained analysis of principal coordinates (CAP; Anderson and Willis 2003). Model selection to determine the best subset of explanatory variables was performed using a backward stepwise procedure in order to optimize AIC values. Explanatory variables and data transformations were the same used for  $\alpha$  diversity approach. Analyses were performed in R environment, using vegan package (Oksanen et al. 2016) and functions provided by Legendre (2014).

### *Species co-occurrence and associations between species abundance and explanatory variables*

Potential influence of explanatory variables on species co-occurrence was assessed using joint models for response of species abundance (Warton et al. 2015). One of the advantages of these models is the ability to explore species co-occurrence due to explanatory variables against co-occurrence due to potential species interactions itself (Pollock et al. 2014; Warton et al. 2015; Hui 2016). Species co-occurrence is measured as interspecies correlations and is obtained after fitting the abundance of all species simultaneously to variation in explanatory variables (Warton et al. 2015; Hui 2016). The resulting two interspecific correlation structures (environmental and

potential species interactions) can then be compared to suggest potential effects of explanatory variables on strength and sign of species co-occurrence. For this analysis, we considered the same explanatory variables used for  $\alpha$  and  $\beta$  diversity analysis. Model selection to determine best subset of explanatory variables were performed using Deviance Information Criterion (DIC) that is a hierarchical modeling generalization of the AIC (Spiegelhalter et al. 2002).

In addition, on the resulting model, we used Markov chain Monte Carlo interactions to estimate variation measurements for the interspecific correlations. We repeated the proceeding excluding the variable of interest and comparing the output with the one containing this variable to assess for individual contribution of explanatory variables on interspecies correlations. We explored changes in patterns of species co-occurrence and tested for significant differences in number of consistent correlations (those 95% credible intervals excluding zero) using  $\chi^2$  and rank-biserial correlation (RBC) tests. Analyses were performed in R environment, using *boral* and *Hmisc* packages (Harrell 2016; Hui 2016).

### *Biological features*

Because one of our hypothesis predicted  $\alpha$  diversity decline beyond an optimum level of habitat complexity due to limiting sizes of interstitial spaces, we considered to investigate relationships between fish size and macrophyte density. Even the size range of fishes captured is limited by our sampling approach, differences in fish size with macrophyte density should be detected if they exist. Median standard lengths of fish species were determined as a size trait and for each sample we estimated mean standard lengths weighted by the number of individuals in each species. Range of fishes' standard length was also obtained, and consisted of the difference between greatest and lowest fishes' standard length in a sample. Relationships between descriptors of fish size and macrophyte density were assessed using linear, or even exponential regressions depending which provided best model fitting.

In addition, we also considered the hypothesis that species nestedness along oxygen gradients should be related to filtering out species with no adaptation to hypoxia. So, we investigated the proportional contribution of species showing auxiliary respiratory structure or registered tolerance to hypoxia to  $\alpha$  diversity and total abundance of fish across oxygen gradients. Species were classified based on previous published literature and basically included presence of lip protuberance, aerial-gut, aerial-gas bladder, anaerobic respiration and reports of hypoxia tolerance. Relationships between variables describing percent of hypoxia-tolerant fishes and oxygen content were assessed using linear or even exponential regressions.

### 2.3 RESULTS

A total of 1,832 small-sized fish belonging to 24 species was caught. Majority of species were Characiformes, and most abundant species were *Moenkhausia bonita* Benine, Castro & Sabino 2004, *Hyphessobrycon eques*, *Serrapinus heterodon* (Steindachner 1882) and *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann 1915) (351 – 210 individuals per species). More than half of these species had any record of resistance to hypoxic conditions. Abundance of fish caught per trap varied from 1 to 137 individuals day<sup>-1</sup>, except for 2 traps in which no individuals were captured (Table 1). Percent richness and abundance of hypoxia-tolerant species varied between 0 and 100%. Median sizes of weighted standard lengths were 1.6 cm, and range of standard lengths within sites achieved c.a. 10 cm. In terms of environmental variables, plant density, as a proxy of habitat complexity, varied from no plants at all to 2.5 10<sup>-3</sup> Kg DW L<sup>-1</sup>, which was enough to fulfill the water column. Oxygen showed a quite high variation, with greatest values close to 6 mg L<sup>-1</sup> and lowest achieving almost zero.

Table 1. Fish assemblage attributes and habitat environmental variables measured to investigate the relationship of fish  $\alpha$  and  $\beta$  diversity and species coexistence with habitat complexity and other environmental variables. Each measurement is summarized by its quartiles (minimum, first quartile, median, third quartile and maximum values).

Variable	Unit	Min.	Q1	Med.	Q3	Max
<i>Fish</i>						
Abundance	individuals trap <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	0.00	14.25	31.00	58.00	137.00
$\alpha$ diversity	species trap <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	0.00	3.00	5.50	8.00	13.00
Percent richness of hypoxia-tolerant species	% S trap <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	0.00	50.00	62.50	70.24	100.00
Percent abundance of hypoxia-tolerant species	% individ. trap <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	0.00	51.33	73.70	83.95	100.00
Weighted mean of fishes' standard length	Cm	1.48	1.57	1.62	1.64	1.84
Range of fishes' standard length	Cm	0.00	3.06	3.75	5.61	9.85
Local contribution to total $\beta$ diversity (LCBD <sub>tot</sub> )	(dimensionless) 10 <sup>-2</sup>	1.68	1.89	2.14	2.41	2.96
Local contribution to replacement (LCBD <sub>repl</sub> )	(dimensionless) 10 <sup>-2</sup>	>0.01	1.54	2.27	2.97	4.74
Local contribution to nestedness (LCBD <sub>nest</sub> )	(dimensionless) 10 <sup>-2</sup>	>0.01	2.05	2.42	2.68	3.87
Species-to-species correlation coefficients due to similar responses to environment	(dimensionless)	-0.17	0.43	0.68	0.80	0.94
Species-to-species correlation coefficients after removing environmental influence	(dimensionless)	-0.34	0.09	0.35	0.46	0.59
<i>Environment</i>						
Macrophyte density	10 <sup>-3</sup> Kg DW L <sup>-1</sup>	0.00	0.59	0.88	1.28	2.51
Distance from macrophyte-open water border	M	0.00	3.00	7.50	12.00	15.00
Oxygen content	mg L <sup>-1</sup>	0.74	1.85	2.58	3.37	5.92

### *Additive partition of species diversity*

As expected, the structure of both  $\alpha$  and  $\beta$  diversity significantly different from random ( $\alpha$  and  $\beta$  diversity p values < 0.001; Fig. 1), suggesting that some process is driving diversity patterns. While  $\alpha$  diversity showed smaller values than expect by random (6 in contrast to 8 species),  $\beta$  diversity were greater (18 in contrast to 16 species), indicating that the variation among samples ( $\beta$ ) ensures the greatest proportional contribution to regional diversity patterns ( $\gamma$ ).

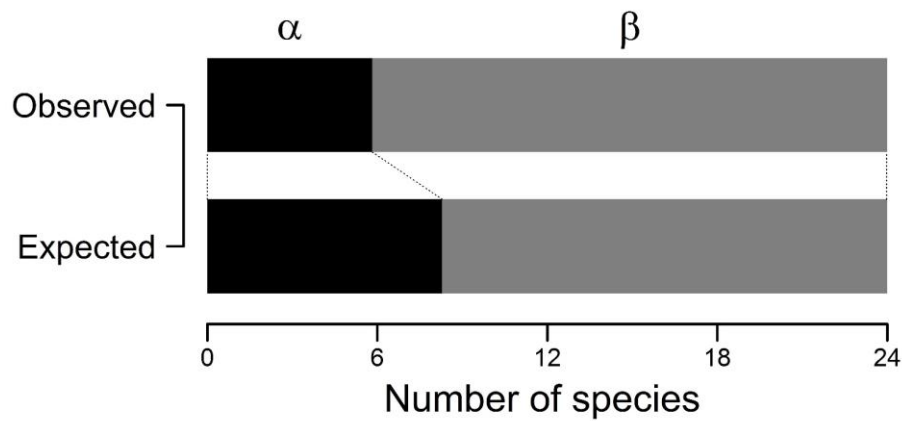


Fig. 1. Additive partitioning of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity of small-sized fishes inhabiting macrophyte stands across samples. Each diversity level is compared to expected values obtained through individual-based randomization.

#### *$\alpha$ diversity and explanatory variables' associations*

Two models outperformed to explain fish  $\alpha$  diversity ( $\Delta AIC_C < 2$ , accum.  $\omega_i = 0.82$ ) and they were considered for multimodel inference. The resulting weighted average model included all variables and showed moderately strong explanatory power (weighted  $R^2_{adj} = 0.57$ ; Fig. 2). According to this model, fish  $\alpha$  diversity showed an increase with increasing macrophyte density until an optimum and decreased after that, suggesting that  $\alpha$  diversity is affected by habitat complexity in a U-shape fashion (Fig. 2). Fish  $\alpha$  diversity also correlated with distance from the border, indicating that sites close to open water are likely to be species poorer. Oxygen tended to be positively correlated with fish species richness, but statistical effects were not strongly consistent (confidence interval including zero; Fig. 2).

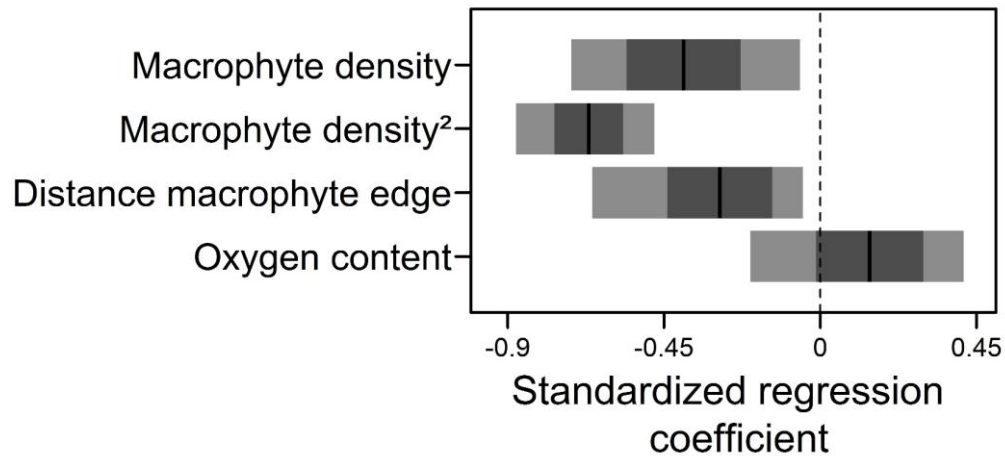


Fig. 2. Model averaging of standardized regression coefficient for best models ( $\Delta AIC_c < 2$ , accumulated  $\omega = 0.82$ ) to assess the relationship of  $\alpha$  diversity of small-sized fishes inhabiting macrophyte stands with macrophyte density and other physical and chemical variables. Black marks indicate weighted average estimates. Dark grey and light grey boxes indicate standard errors and 95% confidence intervals, respectively.

### *$\beta$ diversity and explanatory variables' associations*

Variation in total  $\beta$  diversity was mostly related to macrophyte density in a U-shape fashion and linearly with oxygen content, suggesting that habitat complexity and oxygen regulates species differentiation among sites (Fig. 3A). Accordingly, analyses on individual components of  $\beta$  diversity showed that replacement was most strongly correlated with macrophyte density in a U-shape response. For this component,  $LCBD_{repl}$  values tend to increase towards lower and upper limits of macrophyte density, suggesting that greater species turnover are found in both highest and lowest habitat complexity (Fig. 3B). With regards to nestedness component of  $\beta$  diversity, it

was most closely related to oxygen content with slightly  $LCBD_{\text{nest}}$  increase with decreasing oxygen content (Fig. 3C).

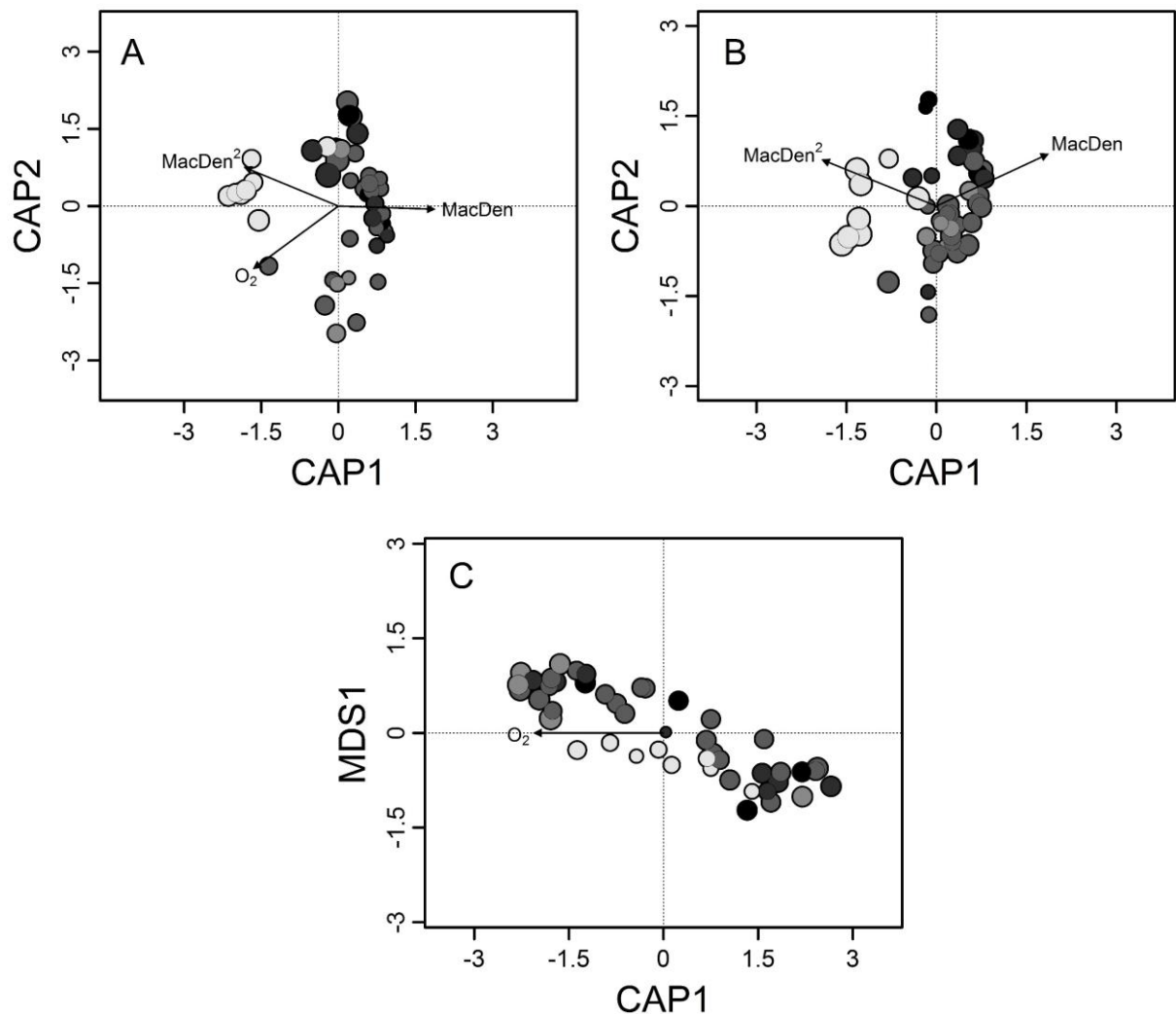


Fig. 3. Canonical analyses of principal coordinates to assess the relationship between the variation in different aspects of  $\beta$  diversity of small-sized fish inhabiting macrophyte stands and the habitat complexity and oxygen content ( $\text{mg L}^{-1}$ ). Habitat complexity is denoted by macrophyte density ( $\text{Kg DW L}^{-1}$ ) in second-degree polynomials (MacDen and MacDen<sup>2</sup>). Aspects of  $\beta$  diversity include total  $\beta$  diversity (A), replacement (B) and nestedness (C) components. Circle colors from lightest grey to black indicate increasing habitat complexity, while circle sizes from smallest to largest indicate increasing local contribution of individual sites to total variation in  $\beta$  diversity components ( $LCBD$ ).

#### *Species co-occurrence and associations between species abundance and explanatory variables*

The best model to explain simultaneous variation in abundance of species included all explanatory variables. Interspecies correlation structures due to explanatory variables were quite distinct from that due to potential species interactions itself (Fig. 4 – full model; Table S4),



suggesting that species co-occurrence is affected by explanatory variables. When contrasting scenarios excluding and including a variable of interest, macrophyte density showed the strongest change in interspecies correlation structures (Fig. 4 – contrast comparisons; Table S4). Correlational patterns, in general, indicated that explanatory variables, particularly macrophyte density, tended to produce much more positive correlations than potential species interactions (Fig. 4). Indeed, the number of consistent interspecies correlation were two-fold in correlations due to explanatory variables than for correlations due to potential species interactions itself (Chi-square:  $\chi^2 = 4.44$   $p=0.04$ ; RBC tests:  $Z = 2.26$ ;  $p = 0.02$ ).

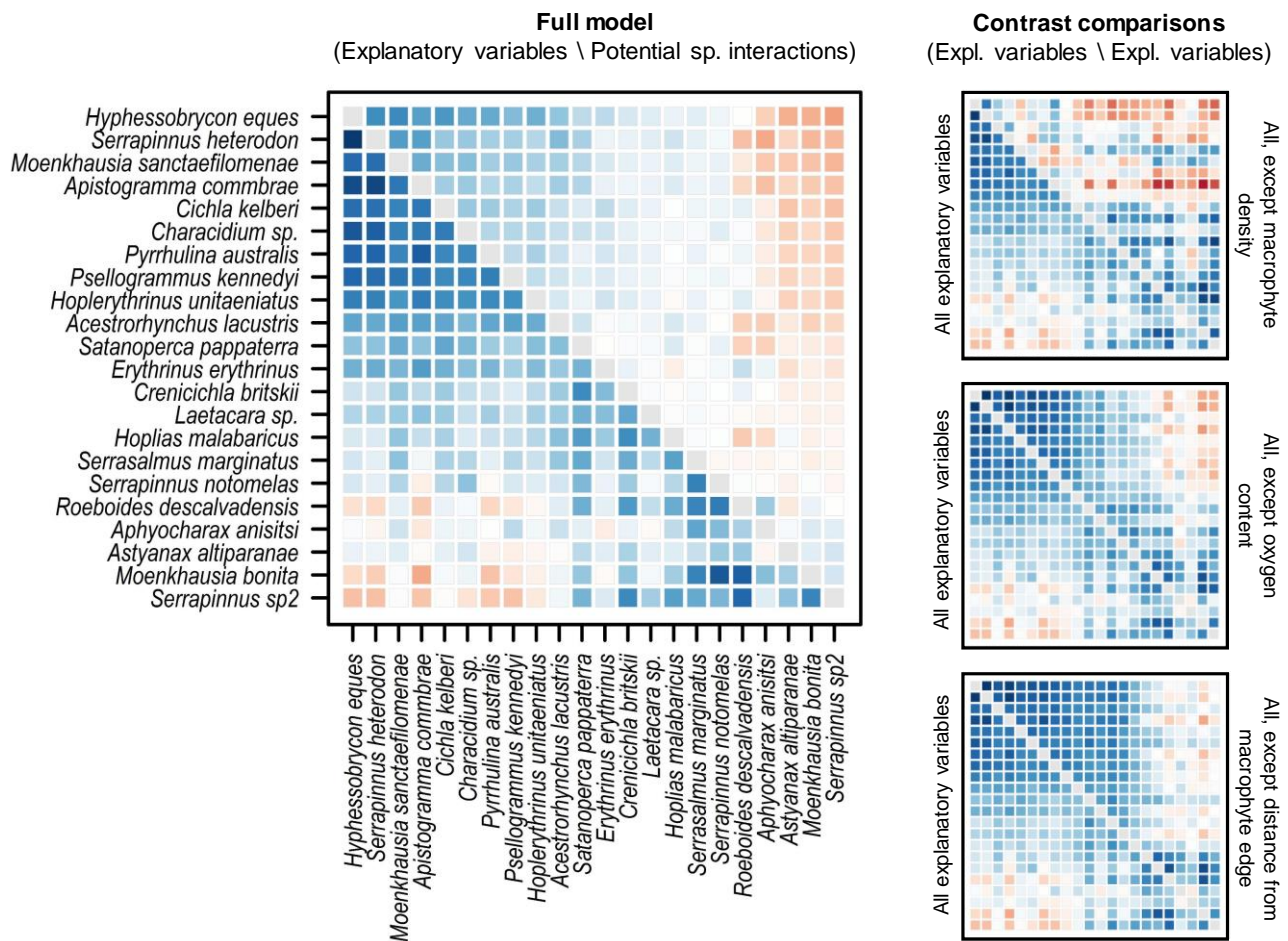


Fig. 4. Estimated interspecies correlations for fish species inhabiting macrophyte stands. In the full model figure, the lower diagonal indicates interspecies correlations due to explanatory variables (macrophyte density, oxygen content, distance from macrophyte edge), while upper diagonal indicates interspecies correlations due to potential species interactions. In the contrast comparisons' figures, lower diagonal indicates interspecies correlations due to all explanatory variables, while upper diagonal indicates interspecies correlations due to explanatory variables excluding the variable of interest. Positive correlations are given in blue, negative correlations are given in red and the color strength indicates the strength of the correlation.

### Biological features

Weighted mean of fishes' standard length negatively related to macrophyte density ( $R^2_{\text{adj}} = 0.08$ ;  $p = 0.03$ ; Fig. 5A). Complementarily, the range of fishes' standard length was negatively correlated with macrophyte density ( $R^2_{\text{adj}} = 0.15$ ; Fig. 5B), suggesting that size of interstitial spaces constrain fish body sizes in too complex habitats.

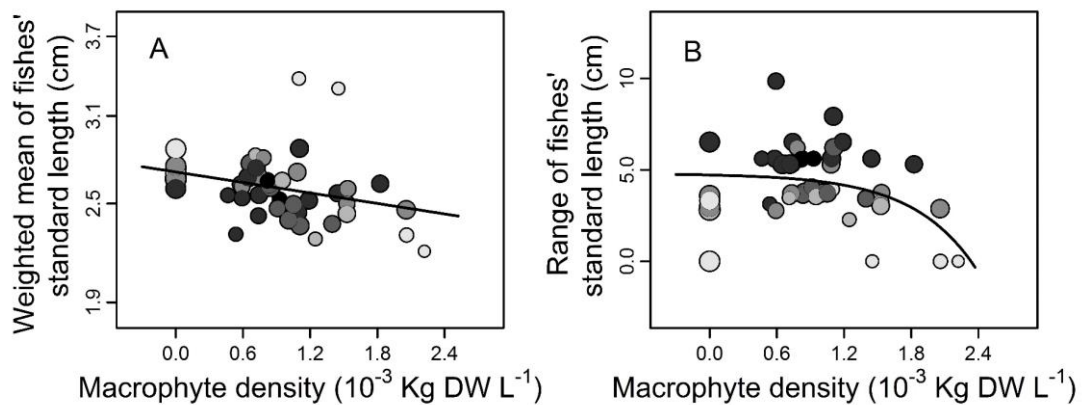


Fig. 5. Linear and exponential relationships of weighted mean (A) and range (B) of fishes' standard length with macrophyte density. Circle colors from lightest grey to black indicate increasing species richness and circle sizes from smallest to largest indicate increasing local contribution of individual sites to total variation in turnover component of  $\beta$  diversity (LCBD).

Percent of species richness of individuals from hypoxia-tolerant fish species showed similar variation in relation to oxygen content. Both response variables were negatively related to oxygen content ( $R^2_{\text{adj}} = 0.26$ ;  $p < 0.001$  and  $R^2_{\text{adj}} = 0.37$ ;  $p < 0.001$ , respectively; Fig. 6A and B), suggesting that species with no hypoxia-tolerant adaptation are filtered across the gradient of oxygen content.

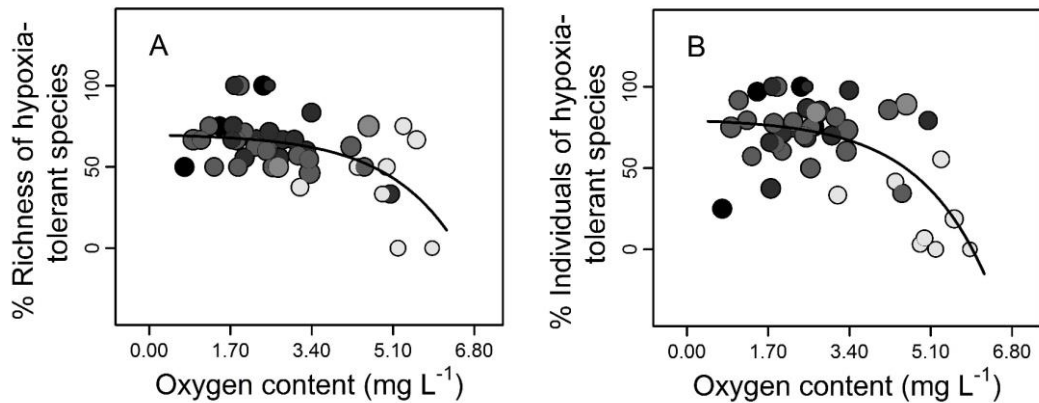


Fig. 6. Exponential relationships of percent of species richness (C) and individuals (D) from hypoxia-tolerant fish species with oxygen content (mg L<sup>-1</sup>). Circle colors from lightest grey to black indicate increasing macrophyte density and circle sizes from smallest to largest indicate increasing local contribution of individual sites to total variation in nestedness component of  $\beta$  diversity (LCBD).

## 2.4 DISCUSSION

Our main findings demonstrate that both components of fish diversity ( $\alpha$  and  $\beta$ ) are related to the gradient of macrophyte density (Figs. 1-3) and evidence that changes in macrophyte density may influence the strength of interspecies interactions (Fig. 4). While  $\alpha$  diversity tend to achieve greatest values in intermediate levels of macrophyte density,  $\beta$  diversity (particularly species turnover) peaked on the range limits of the gradient (Fig. 2-4). Moreover, interspecies correlations tended to be much more positive when influenced by the macrophyte density gradient (Fig. 4). Such findings support our hypotheses that multiple components of species diversity vary with habitat complexity and that this environmental variable may influence species co-occurrence patterns across environmental gradients. These findings support the consolidated roles of habitat complexity structuring  $\alpha$  diversity (MacArthur & MacArthur 1961; August 1983; Tews et al.

2004), and build on previous contributions by suggesting that this role extends to  $\beta$  diversity and species co-occurrence.

Across the gradient of plant density, fish  $\alpha$  and  $\beta$  diversity (turnover) showed opposite complementary patterns (i.e.,  $\beta$  diversity decreased as  $\alpha$  diversity increased; Fig. 2 and 3). Such aspect is consistent with the idea that sites supporting greater local diversity ( $\alpha$  diversity) contain larger samples of regional diversity ( $\gamma$ -diversity), and thus, smaller among-site variation ( $\beta$ ) is expected (e.g., additive partition of regional diversity suggested by Whitaker 1960; dependence between  $\alpha$  and  $\beta$  diversity debated by Loreau 2000).

The complementary patterns among  $\alpha$  and  $\beta$  diversity (turnover) also demonstrates that both components of fish diversity interact and share, at least partially, processes determining their outcoming patterns. In general terms, it is reasonable to assume that the quadratic shape indicates suppressing mechanisms operating towards limits of habitat complexity gradient. This particular aspect relating small local diversity and high turnover rates have been described to be associated with stochasticity of assembly process (Myers et al. 2013). The same reasoning can be applied for our scenario. Firstly, we need to consider that the investigated landscape is composed heterogeneity of patches showing different levels of habitat complexity, which may create a complex dynamic of patches in terms of local colonization and extinction. Among sources of local extinction, predation is one of the strongest regulating fish assemblage structure (Jackson and Harvey 1989; Layman and Winemiller 2004) and generally increase with decreasing habitat complexity (Santos et al. 2009; Rozas & Odum 1988; Huffaker 1958; Gause 1934). At the same time, the surrounding landscape may act as source of colonizers and immigration should compensates species loss to an equilibrium between colonization and extinction rates (MacArthur & Wilson 1963, pp. 41-56; Hubel 2001, pp. 202-228). As local conditions support low individual abundance and may experience high immigration rates by surrounding landscape, both spatial and

temporal species substitution are expected to increase (stochastic) leading to greater species turnover.

In addition to evidences for restricting mechanisms regulating interplay between  $\alpha$  and  $\beta$  diversity, co-occurrence patterns from joint models also suggests that habitat complexity not only favors species co-occurrence, but also reduce checkerboard patterns (Fig. 4). The reduction in number and strength of negative correlations among fish species, mostly due to macrophyte density, may be explained by species packing (MacArthur 1969; MacArthur 1970). In general terms, the idea of this concept relies on increasing species co-existence based on the way they used the available resource. Previous studies have suggested species packing by considering the increase in morphological diversity and decrease in average interspecific similarity with increasing habitat complexity (Willis et al. 2005). Our findings build on this idea by demonstrating that species co-occurrence is favored along the gradient of habitat complexity.

Besides of explaining fish assemblage structure within ecological time, the proposition of suppressing mechanisms towards extreme low and high habitat complexity producing species packing may provide insights in an evolutionary time scale. Increased predation on low complexity levels could act as a stronger selective pressure favoring the phenotypic behavior of inhabiting more complex habitats. In contrast, physical limitation imposed by reduction in interstitial spaces in too complex habitats should filter out larger species. Thus, forced coexistence towards intermediate levels of habitat complexity are potential drivers of morphological differentiation leading to species packing. Indeed, previous studies have suggested that morphological diversification can be favored for marine fish inhabiting sites structured by coral reefs (Price et al. 2011).

In addition to potential contributions of habitat complexity, we also found support for environmental filtering lead by changes in oxygen content structuring fish assemblages. The increasing nested patterns (Fig. 3C), in addition to increasing contribution of hypoxia-tolerant

species to fish  $\alpha$  diversity and abundance with decreasing oxygen (Fig. 6), suggests that hypoxia-tolerant species are filtered over the gradient of reduction in oxygen content, suggesting environmental filtering mechanisms (Keddy 1992). Adaptation to tolerate hypoxic conditions is an important ecological aspect for fish inhabiting tropical floodplain, where variation in oxygen content can achieve levels close to zero. Such aspect has been already claimed to explain fish distribution in tropical and subtropical regions (Winemiller 1989; Miranda and Hodges 2000; Miranda et al. 2000), and the present results suggest it as an important aspect structuring metacommunity (Presley 2010; Leibold and Mikkelsen 2002). Nestedness across environmental gradients is a classical metacommunity structure indicating that ranges of species with restricted distributions are contained within the ranges more widely distributed species (Presley 2010). Despite the assessing mechanism driving nestedness metacommunity are generally rare (Presley 2010), our findings suggest that for small fish inhabiting structurally complex habitats such structure can be driven by tolerance to hypoxic conditions.

In summary, the role of habitat complexity driving changes in species diversity has been strongly investigated, but studies have rarely investigated aspects of  $\beta$  diversity, and even rarely explored the simultaneous aspects of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity and species co-occurrence. Here, we suggested that effects of habitat complexity may affect multiple scales of diversity and regulate species coexistence. By using small fish inhabiting sites physically structured by macrophytes we found that underlying diversity patterns across habitat complexity gradients could be driven by mechanisms acting at different scales. Based on these findings, we suggest that future studies investigating the role of habitat complexity on species diversity consider multiple diversity levels approach.

## REFERENCES

- Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M.; Minte-Vera, C.V.; and Winemiller, K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: Gopal, B.; and Junk, W.J. (eds) Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. Backhuys Publishers, Michigan: pp. 89–118.
- Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M.; and Gomes, L.C. (2004a) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 4: 255–256.
- Agostinho, A. A.; Bini, L. M.; Gomes, L.C. ; Júlio Júnior, H. F.; Pavanelli, C. S.; Agostinho, C. S. (2004b) Fish assemblages. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Eds) . The Upper Paraná River and its floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation. Backhuys Publishers, Leiden: pp. 223–246.
- Agostinho, A.A.; Gomes, L.C.; Veríssimo, S.; and Okada, E.K (2004c) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev. Fish Biol. Fish.* 14: 11–19.
- Agostinho, A.A.; Pelicice, F.M.; Petry, A.C.; Gomes, L.C.; and Júlio Jr, H.F. (2007a) Fish diversity in the upper Parana River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 10: 174–186.
- Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M.; Gomes, L.C.; and Baltar, S.L. (2007b) Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Parana River floodplain (Brazil). *Aquat. Ecol.* 41: 611–619.
- Anderson, M.J.; and Willis, T.J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511–525.
- 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
- August, P.V. (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495–1507.
- Bartón, K. (2012) MuMIn: Multi-model inference. in press. Available in: < <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html> >
- Burnham, K.P.; and Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information – theoretic approach. Springer, Verlag New York: 488 p.
- Chase, J. M.; and Knight, T.M. (2013) Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters* 16: 17–26.
- Crist, T.O.; and Veech J.A. (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species–area relationships: unifying a-, b- and c-diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* 9: 923–932.
- Crist, T.O.; Veech, J.A.; Gering, J.C.; Summerville, K.S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *Am Nat.* 162: 734–743.

- Crowder, L.B. and Cooper, W.E. (1979) Structural complexity and fish-prey interactions in ponds: a point of view. In: Johnson, D.L.; and Stein, R.A. (eds) Response of fish to habitat structure in standing waters. North Central Division American Fisheries Society Special publication, pp. 2–10.
- Delariva, R.L.; and Agostinho A. A. (1994) Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Parana River floodplain. *Rev. UNIMAR* 16: 41–60.
- Dibble, E.D.; and Pelicice, F.M. (2010) Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small neotropical floodplain fishes. *Ecol. Freshw. Fish* 19: 381–389.
- Diehl, S.; and Kornijow, R. (1998) Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In: Jeppesen, E.; et al. (eds) Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. *Ecological Studies: Analysis and Synthesis* 24–46 pp.
- Etter, R.J.; Grassle, J.F. (1992) Patterns of species diversity in the deep-sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature* 360: 576–578
- Fahr J.; Kalko, E.K.V. (2011) Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography* 34: 177–195.
- Fernandes, R., Gomes, L.C., Pelicice, F.M. and Agostinho, A.A. (2009) Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environ. Biol. Fishes* 85: 99–108.
- Ferreira, F.A.; Mormul, R.P.; Thomaz, S.M.; Pott, A.; and Pott, V.J., (2011) Macrophytes in the upper Parana river floodplain: checklist and comparison with other large South American wetlands. *Rev. Biol. Trop.* 59: 541–556.
- Fukami, T. (2004) Community assembly along a species pool gradient: implications for multiple-scale patterns of species diversity. *Popul. Ecol.* 46:137–147
- Gause, G.F. (1934) Experimental studies on the struggle for existence. *Journal of Experimental Biology* 9: 389–402.
- Gering, J.C.; and Crist, T.O. (2002) The alpha–beta–regional relationship: providing new insights into local–regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters* 5: 433–444
- Gomes, L.C.; Bulla, C.K.; Agostinho, A.A.; Vasconcelos, L.P.; and Miranda, L.E. (2012) Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97–107.
- Gotelli, N.J.; and Ellison, A.M. (2004) *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer: 510 p.
- Graça, W.J.; and Pavanelli, C.S. (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá: 241 p.
- Harrell Jr., F.E. (2015) Hmisc: Harrell Miscellaneous. Available in: < <https://cran.r-project.org/package=Hmisc>>
- Harrison S.; Davies K.F.; Safford H. D.; and Viers J.H. (2006) Beta diversity and the scale-dependence of the productivity-diversity relationship: a test in the Californian serpentine flora. *Journal of Ecology* 94: 110–117



- Heck Jr., K.L.; and Orth, R.J. (1980) Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in the structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In: Kennedy, V.S. (ed) *Estuarine perspectives*. Academic press: 449–464.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, : 375 p.
- Huffaker, C.B. (1958) Experimental Studies on Predation: Dispersion Factors and Predator–Prey Oscillations. *Hilgardia: A Journal of Agricultural Science* 27: 795–834.
- Hui, F. (2016) BORAL – Bayesian Ordination and Regression Analysis of Multivariate Abundance Data in R. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 744–750.
- Jackson, D.A.; and Harvey, H.H. (1989) Biogeographic Associations in Fish Assemblages: Local vs. Regional Processes. *Ecology* 70: 1472–1484.
- Jankowski, J.E.; Ciecka, A.L.; Meyer N.Y.; and Rabenold, K.N. (2009) Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology* 78: 315–327.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules - 2 goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3: 157–164.
- Kovalenko, K.E.; Thomaz, S.M.; and Warfe, D.M., (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17.
- Kraft, N.J.B.; Comita, L.S.; Chase, J.M.; Sanders, N.J.; Swenson, N.G.; Crist, T.O.; Stegen, J.C.; Vellend, M.; Boyle, B.; Anderson, M.J.; Cornell, H.V.; Davies, K.F.; Freestone, A.L., Inouye, B.D.S.P.H.; Myers J.A. (2011) Elevational Gradients Disentangling the Drivers of Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science* 333: 1755–1758.
- 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.
- Legendre, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 1324–1334.
- Legendre, P.; and De Caceres, M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol. Lett.* 16: 951–963.
- Legendre, P.; and Legendre, L. (2003) *Numerical ecology*. Elsevier: 852 p.
- Leibold, M.A.; and Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of metacommunity structure. *Oikos* 97: 237–250.
- Lopes, T.M. et al. 2015. Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environ. Biol. Fishes* 98: 1741–1755.
- Loreau, M. (2000). Are communities saturated? On the relationship between  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. *Ecology letters* 3: 73–76.
- MacArthur, R. (1969) Species packing and what competition minimizes. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 64: 1369–1371.
- MacArthur, R. (1970) Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical population biology* 1: 1–11.

- MacArthur, R.; and MacArthur, J.W. (1961) On bird species-diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- MacArthur, R.H.; and Wilson, E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur, R.H.; MacArthur, J.W.; and Preer, J., (1962) On bird species diversity II Prediction of bird census from habitat measurements. *Am. Nat.* 96: 167–174.
- McCoy, E.D.; and Bell, S.S. (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: Bell, S.; McCoy, E.D.; and Mushinsky, H.R. (eds) *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, 3–27.
- Miranda, L.E.; and Hodges, K.B. (2000) Role of aquatic vegetation coverage on hypoxia and sunfish abundance in bays of a eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 427: 51–57.
- Miranda, L.E.; Driscoll, M.P.; and Allen, M.S. (2000) Transient physicochemical microhabitats facilitate fish survival in inhospitable aquatic plant stands. *Freshw. Biol.* 44: 617–628.
- Mittelbach, G.G.; and Schemske, D.W. (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in ecology & evolution* 30: 241-247.
- Myers, J.A.; Chase, J.M.; Crandall, R.M.; Jiménez, I. (2015) Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *Journal of Ecology* 103: 1291-1299.
- Myers, J.A.; Chase, J.M.; Jiménez, I.; Jørgensen, P.M.; Araujo-Murakami, A.; Paniagua-Zambrana, N.; and Seidel, R. (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology letters* 16: 151-157.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O’Hara, R.B.; and Oksanen, M.J. (2013) Package ‘vegan’. *Community ecology package*, version, 2(9). Available in: <<https://cran.r-project.org/package=vegan>>
- Orfeo, O.; and Stevaux, J. (2002) Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Parana River (Argentina and Brazil). *Geomorphology* 44: 309–322.
- Pelicice, F.M.; Thomaz, S.M.; and Agostinho, A.A. (2008) Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotrop. Ichthyol.* 6: 543–550.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. and Team, R.C. (2012) nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. Available in: <<https://cran.r-project.org/package=nlme>>
- Podani, J., Ricotta, C. and Schmera, D. (2013) A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecol. Complex.* 15: 52–61.
- Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., O’Hara, R.B., Parris, K.M., Vesk, P.A. and McCarthy, M.A. (2014) Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods Ecol. Evol.* 5: 397–406.
- Presley, S.J.; Higgins, C.L.; and Willig, M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119: 908-917.

- Price, S.A.; Holzman, R.; Near, T.J.; and Wainwright, P.C. (2011) Coral reefs promote the evolution of morphological diversity and ecological novelty in labrid fishes. *Ecology letters* 14: 462-469.
- Quirino B.A.; Carniatio N.; Gaiotto, J.V.; and Fugli R. (2015) Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquat Ecol* 49: 431-440.
- Ribeiro, O.M.; and Zuanon, J. (2006) Comparação da eficiência de dois métodos de coleta de peixes em igarapés de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amaz.* 36: 389-394.
- Rozas, L.P.; and Odum, W.E. (1988) Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes - testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77: 101-106.
- Sánchez-Botero, J.I., Leitão, R.P., Caramaschi, E.P. and Garcez, D.S. (2007) The aquatic macrophytes as refuge, nursery and feeding habitats for freshwater fish from Cabiúnas Lagoon, Restinga de Jurubatiba National Park, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Limnol. Bras.* 19: 143-153.
- Santos, A.F.G.N.; Santos, L.N.; Garcia-Berthou, E.; and Hayashi C. (2009) Could native predators help to control invasive fishes? Microcosm experiments with the Neotropical characid, *Brycon orbignyanus*. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 491-499.
- Sarty, M.; Abbott, K.L.; and Lester, P.J. (2006) Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia*: 149: 465-473.
- Schuler, M.S.; Chase, J.M.; Knight, T.M. (2015) More individuals drive the species energy-area relationship in an experimental zooplankton community. *Oikos* 124: 1065-1070.
- Spiegelhalter, D.J.; Best, N.G.; Carlin, B.P.; van der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 64: 583-639.
- Stevaux, J.C. (1994) The Upper Paraná river (Brazil): Geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quat. Int.* 21: 143-161.
- Stevaux, J.C.; and Souza, I.A. (2004) Floodplain construction in an anastomosed river. *Quat. Int.* 114: 55-65.
- Taniguchi, H.; Nakano, S.; and Tokeshi, M. (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshw. Biol.* 48: 718-728.
- Tews, J.; Brose, U.; Grimm, V.; Tielbörger, K.; Wichmann, M. C.; Schwager, M.; and Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31: 79-92.
- Thistle, M.E.; Schneider, D.C.; Gregory R.S.; Wells N.J. (2010) Fractal measures of habitat structure: maximum densities of juvenile cod occur at intermediate eelgrass complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 405: 39-56.
- Thomaz, S.M.; Carvalho, P.; Padial, A.A.; and Kobayashi, J.T. (2009) Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Parana River floodplain. *Brazilian J. Biol.* 69: 617-625.
- Tokeshi, M.; and Arakaki, S. (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27-47.

- Warton, D.I.; Blanchet, F.G.; O'Hara, R.B.; Ovaskainen, O.; Taskinen, S.; Walker, S.C.; and Hui, F.K. (2015) So many variables: joint modeling in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 30: 766-779.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs* 30(3), 279-338.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Willis, S.C.; et al. (2005) Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284–295.
- Winemiller, K.O. (1989) Development of dermal lip protuberances for aquatic surface respiration in South American characid fishes. *Copeia* 1989: 382-390.
- Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; and Elphick, C.S. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14.

### **3 SPECIES NESTEDNESS BUT NOT TURNOVER EMERGES FROM COMMUNITY ASSEMBLY DURING INVASION BY A VORACIOUS PREDATOR IN FISH ASSEMBLAGES**

#### **ABSTRACT**

Invasive species may change local community assembly by introducing novel constraints or intensifying environmental filters as it acts as strong competitors, predators or drivers of environmental changes. Because invader-introduced filters may impact some specific resident species (e.g., specialist predator) or stochastically affects residents (e.g., behaviorally aggressive competitor), one can expect changes in outcoming patterns of community assembly, such as species nestedness and turnover. Here, we investigated the relationship between the invasion of a predatory fish and the outcoming patterns of fish community assembly. Because *C. kelberi* use to show voracious predatory behavior on small fish species that build up part of fish assemblage, we hypothesized that increasing abundances of this predatory fish would add an additional constraining factor, selectively filtering out small species and producing nested patterns. In addition, because *C. kelberi* could inhibit foraging of resident species (e.g., aggressive behaviour) or even predate juveniles of larger species, we hypothesized that increasing abundances of this predatory fish would stochastically filter out resident species leading to increased species turnover. In order to assess our hypothesis, we used fish data from the early invasion of *C. kelberi* in a reservoir located in Upper Paraná River. Fish data were taken in a short time series (four sampling periods between November 2005 and March 2007) presenting periodically alternating levels of low and high abundance of *C. kelberi*, which enable assessing changes in patterns of fish community assembly over the invasion process. Supporting initial assumptions, our findings showed that many fish species decrease with increasing abundance of the introduced piscivorous fish. Moreover, our major findings support the idea that increasing abundance of *C. kelberi* leads

to species nestedness, meaning that fish assemblages observed during high abundance of *C. kelberi* are subsets of the ones observed during low abundance of this invasive predator. Because species nestedness were consistently produced as abundances of *C. kelberi* increases, our hypothesis on species nestedness were supported, but, differently, no support was found for species turn over hypothesis. In summary, our findings suggest that invasion by a predatory fish may alter local assembly rules producing changes in outcoming patterns of community assembly. In addition, because the approach we employed here may allow revealing addition of selective or stochastic species filtering, which, in turns, may leads to nestedness and turn over patterns, we advocate for the use of this approach during invasion events. Such approach would help detecting ecological impacts during early assessments.

**Keyword:** Species invasion; ecological impacts; beta diversity; species filtering.

### 3.1 INTRODUCTION

Invasion success requires surpassing dispersal limitations, environmental constraints and resident species interactions for colonizing new environments (Moyle and Light 1996). Many of these central assumptions of invasion process parallels community assembly rules, which rely on the role of dispersal, environmental and species interaction filters that determines community structure (Moyle and Light 1996). Because of shared aspects, some ecologists have suggested a synthesis on topics of invasion and community assembly for providing a better understanding of community structure and invasion processes (Moyle and Light 1996).

Invasion processes provide interesting scenarios for investigating community assembly, mostly because invasive species not only have to undergo assembly rules, but they can also change the rules (Sanders et al. 2003; Moyle and Light 1996). Invasive predators, for example, may impose severe pressure on resident species after they successfully establishment (Alofs and Jackson 2015; Zaret & Paine 1973). Resulting effects may include eradication of species at lower trophic levels due to over consumption, or potential displacement of resident competitors (Griffen et al. 2008; Zaret & Paine 1973; Howe et al. 2016).

Once predatory invaders imply additional constraining factors to local communities, negative effects are quite likely to be detected by emerging patterns of community assembly. Many approaches have been used to describe underlying constraints of community assembly, among them aspects of turnover and nestedness (Leibold et al. 1997; Chase 2010; Wright and Reeves 1992; Leibold and Mikkelsen 2002). In the case of constraints imposed by an invasive predator, outcomes of turnover and nestedness may provide insightful thoughts on the nature of the invasion process. For example, a predatory invader that impose predation pressure on selective species should limit the range of these residents, and produce local extinctions. Such process may lead to species loss across sites producing nestedness patterns, which indicates that the post-invaded

community is a subset of the pre-invaded one (Fig. 1). Alternatively, an invader may arbitrarily impose constraints to species on the invaded community, which can be the outcome of interference competition or aggressive behavior, for example. This may lead to stochastic variation across sites leading to strong turnover patterns, which indicates that the post-invaded community is much more unpredictable than the pre-invaded one (Fig. 1).

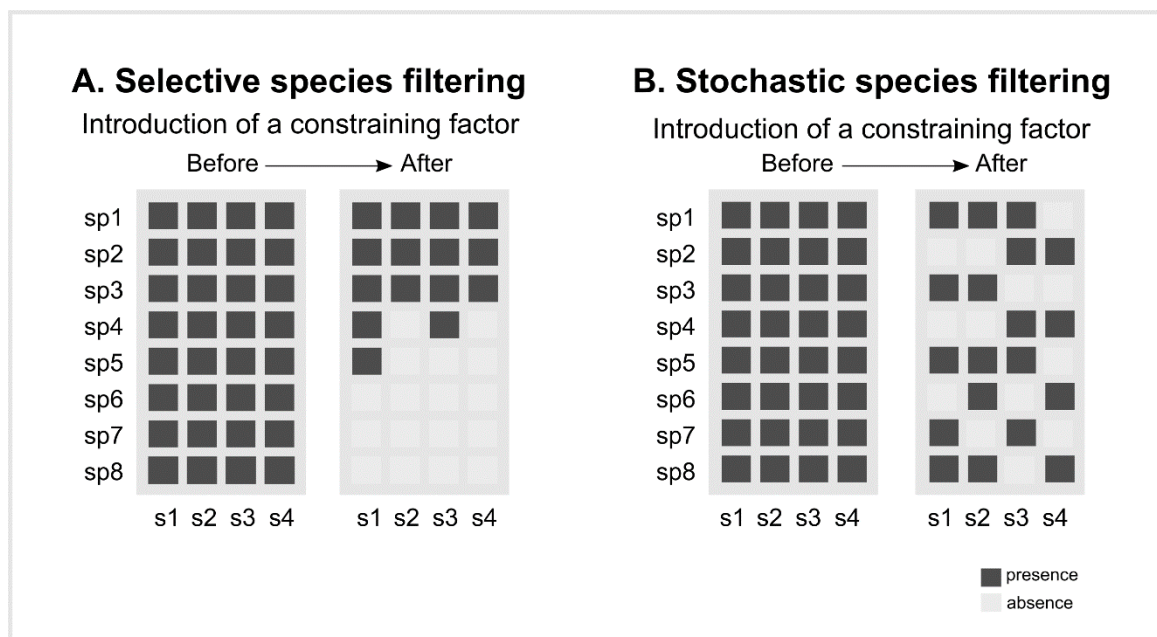


Fig. 1. Schematic illustration of potential response of local communities to changes in assembly rules by introduction of a species filter. Conceptually, selective species filtering (A) filter out specific resident species producing nested patterns while stochastic species filtering (B) leads to increasing species turnover. Dark grey squares indicate presence of species (sp) across sites (s) and light grey squares indicates absences.

Even though these assembly patterns have been largely investigated, few studies have addressed this feature in the context of species invasion (see few examples: Marini et al. 2012, Selmant et al. 2012). Investigating patterns of species nestedness and turnover within invasion scenarios may provide insightful information for conservational purposes (Selmant et al. 2012). Because outcoming patterns of such metrics may have mechanistic explanation, it can provide early impact assessments and help elucidating mechanisms leading invasion processes (Leibold



and Mikkelsen 2002). Consequently, this can also favor monitoring of endangered ecosystems or ecosystems submitted to high invasion pressures.

Aquatic ecosystems have been threatened worldwide by high rates of species invasion (Padilla and Williams 2004). Greatest concerns relate to the fact aquatic ecosystems support large species diversity and experience great rates of diversity loss, while process of community assembly is not completely elucidated (Ballian et al. 2008). In addition, these ecosystems are invaded by a myriad of taxonomic groups and predatory fishes, among others, have been noteworthy given their strong potential for changing local community assembly (e.g., Zaret & Paine 1973; Lowe et al. 2000). In the Upper Paraná River, *Cichla kelberi* have been successfully established and have been reported to decrease abundance and richness of resident fish fauna (top down control) (Pelicice and Agostinho 2009; Pelicice et al. 2015). However, outcoming patterns of community have not been investigated.

Here, we used fish data from the early invasion of *C. kelberi* in Rosana reservoir located in Upper Paraná River to investigate the potential effects of this invasive predator on outcoming patterns of fish community assembly. Fish data were taken in a short time series (four sampling periods) presenting periodically alternating levels of low and high abundance of *C. kelberi*, a common pattern observed during early stages of invasion process. Due to such alternating levels of *C. kelberi* abundance, we were able to assess for changes in patterns of fish community assembly over the invasion process. Based on previous assessments showing decrease in fish abundance and species richness with abundance levels of *C. kelberi*, we assumed that at least, some resident species decreases with increasing abundance of *C. kelberi*. Because *C. kelberi* use to show voracious predatory behavior on small fish species (Kovalenko et al. 2010) which build up part of fish assemblage, we expected that increasing abundances of this predatory fish would add an additional constraining factor, selectively filtering out small species. So, we hypothesized that increasing abundance of *C. kelberi* leads to nestedness of fish species assemblages. In addition,

because *C. kelberi* could inhibit foraging of resident species other than small ones or even predate larger species during initial development stages (e.g., juveniles), we expected that increasing abundances of this predatory fish would randomly filter out some resident species. So, we hypothesized that increasing abundance of *C. kelberi* leads to turnover of fish species assemblages. Because expected patterns of nestedness and turnover imply in different mechanisms, the two hypotheses were not considered mutually exclusive and were tested independently.

## 3.2 METHODS

### 3.2.1 Study site and sampling scenario

The Paraná River is severely impounded and forms one of the most impounded areas in the world (Hoeinghaus et al. 2008). Among the complex of dams found in the area, Rosana reservoir is the last in a reservoir cascade along a tributary of Paraná River (Pelicice et al. 2005; Pelicice and Agostinho 2009). Rosana reservoir was formed in 1986 and covers an area of 276 km<sup>2</sup> (Pelicice et al. 2005; Pelicice and Agostinho 2009). It is moderately shallow (<10 m), and has a relatively clear water column with low nutrient contents (mean depth of secchi disk ~ 2.3 m; N range: 294 – 552 µg/L; P range: 9 – 18 µg/L) (Pelicice et al. 2005; Pierini & Thomaz 2009). Water column is well oxygenated ([O<sub>2</sub>] ~ 7 mg/L<sup>-1</sup>) and slightly acid (ph ~ 6.5) with low levels of electrical conductivity (~75 µS cm<sup>-1</sup>), while the bottom is mostly sandy with low levels of organic matter (OM: 12%) (Jorcin & Nogueira 2005). Water transparency benefits submerged macrophytes (mostly *Egeria najas* and *Egeria densa*) that usually colonizes the shallow littoral zones.

Fish fauna in Rosana reservoir is dominated by Characiformes and Siluriformes and hold more than 65 species (Agostinho et al. 2007). Resident species colonizing littoral zones are mostly dominated by small body-sized species like *Aphyocharax anisitsi* Eigenmann & Kennedy 1903,

*Astyanax altiparanae* Garutti & Britski 2000 and *Moenkhausia intermedia* Eigenmann 1908 but some medium size species, like *Bryconamericus stramineus* Eigenmann 1908 and *Acestrorhynchus lacustris* Lütken 1875 can also occur (Luiz et al. 2005).

In addition to those resident species, the invasive piscivorous *C. kelberi* showed pronounced abundance peaks after 2005 (Pelicice and Agostinho 2009). Before that, surveys have not detected *C. kelberi* (Casatti et al. 2003; A. A. Agostinho – Unpublished data) and, so, short-term temporal surveys were conducted for monitoring fish assemblage in littoral zones therein. Abundance and species richness of resident fishes inversely correlated with abundance of *C. kelberi* (Pelicice and Agostinho 2009). Even though other piscivorous species inhabited the reservoir, none of them showed remarkable variation in abundance or correlated with dynamic of assemblage attributes as demonstrated by *C. kelberi* (A. A. Agostinho – Unpublished data). Such findings build up on several previous reports on fish assemblages' disruption caused by species of the genus *Cichla* (e.g., Zaret & Paine 1973; Godinho et al. 1994; Shafland 1999) and provides data for assessing our objectives.

### 3.2.2 Sampling procedure

Surveys were performed over 4 sampling periods evenly distributed between November 2005 and March 2007. The first and third surveys corresponded to low abundance levels of *C. kelberi*, whose mean abundance were 1.47 and 1.85 ind./100 m<sup>2</sup>, respectively. The second and fourth samples corresponded to high abundance levels and mean *C. kelberi* abundance were 18.55 and 13.31 ind./100 m<sup>2</sup>, respectively. During each sampling period, 8 to 11 sampling sites were assigned, at least 50 m apart, and surveyed using a seine net (20 m long, 5 mm stretch mesh size). The seine net was pulled manually across the littoral zone and sampled area was recorded. A total of 36 samples were taken covering an area of 1166 m<sup>2</sup>. All captured fishes were kept, counted, identified to species level (according Graça and Pavanelli 2007) and preserved in 10% formalin.

All surveys were conducted during day time, and physical and chemical conditions were quite similar among sampling dates.

### 3.2.3 Statistical analysis

In order to provide support for our assumption that prey-fish species negatively correlated with abundance levels of *C. kelberi* we explored patterns of variation in prey-fish species. For this, we used joint species modeling that allows simultaneously modeling the abundance of each prey-fish species in response to explanatory variables (Warton et al. 2015). Because both temporal dynamics in fish community and abundance levels of the predatory *C. kelberi* could have affected the abundance of prey-fish species, we used density levels of *C. kelberi* and sampling periods over time as explanatory variables. Density levels of *C. kelberi* were considered as a dummy variable and sampling periods over time were considered as elapsed time (months) after first sampling. Models were adjusted using Bayesian approaches and response of species to explanatory variables was modeled by a negative binomial function. Singletons of prey-fish species were removed before analysis because they can cause convergence problems during model fitting and because they usually provide insignificant contribution for the final model. According to our a priori assumption, abundance of most prey-fish species should negatively correlate with abundance levels of *C. kelberi*, while abundance of prey-fish species may or may not correlate with elapsed time due to natural stochastic variation of local communities.

To obtain measurements of nestedness and turnover, we used indexes of Podani family derived from the Ružička coefficient. Nestedness was expressed considering nested abundance of each species and turnover as dissimilarities for percentage difference of abundance data, both calculated on matrices of abundance of species (see Podani et al. 2013 and Legendre 2014). To test our hypotheses that (i) increasing abundance of *C. kelberi* leads to nestedness of fish species assemblages and that (ii) increasing abundance of *C. kelberi* leads to turnover of fish species

assemblages, we used constrained analysis of principal coordinates (CAP; Anderson and Willis 2003). Similar to joint species modeling, because both temporal dynamics in fish community and abundance levels of the predatory *C. kelberi* could potentially affect outcoming patterns, we used abundance levels of *C. kelberi* and sampling periods over time as explanatory variables. Abundance levels were considered as a dummy variable and included as fixed factor. Because we were not really interests in estimating the strict effects of variation in outcomes over time, elapsed time were considered as conditional variable in analysis (analogous to attributing this variable a random effect). This should control for temporal variation of environmental conditions and natural stochastic variation of local communities. Significance of the relationship between nestedness and turnover and abundance levels of *C. kelberi* were assessed using Monte Carlo permutation methods and considered 9999 randomizations. All analyses were performed in R environment, using vegan package (Oksanen et al. 2016) and functions provided by Legendre (2014).

### 3.3 RESULTS

In total, we captured 2682 fishes, distributed among 22 species. Considering all samples, most abundant species were *Hemigrammus marginatus* Ellis 1911, *Roeboides descalvadensis* Fowler 1932, *Metynnis lippincottianus* (Cope 1870), and *Serrasalmus marginatus* Valenciennes 1837. The same species were abundant during periods of low abundance of *C. kelberi*. During periods of high abundance of *C. kelberi*, however, abundant species were only *Metynnis lippincottianus* and *Serrasalmus marginatus* (Fig. 2-3). As shown by the proportional abundance of species between periods of low and high abundance of *C. kelberi*, many species had very large abundances only during periods of few invasive predator (e.g., *H. marginatus*; *A. lacustris*; *H. eques*; and *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann 1915); Fig. 2-3). In contrast, specimens of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus 1766), *Schizodon nasutus* Kner 1858 and *S. brevipina*

(Eigenmann & Eigenmann 1889) were almost exclusive to periods of high abundance of the invasive predator (Fig. 2-3).

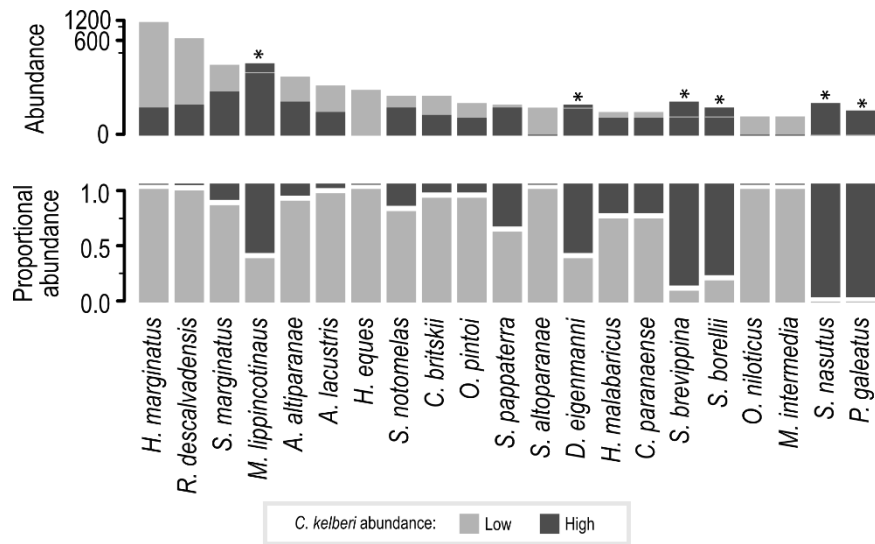


Fig. 2. Abundance and proportional abundance of fish species during periods of low and high abundance levels of the invasive piscivorous fish *C. kelberi*. For abundance plots, asterisks indicate species whose abundance were greater in periods of high abundance levels of *C. kelberi* than in periods of low abundance levels of *C. kelberi* (horizontal lines following asterisks).

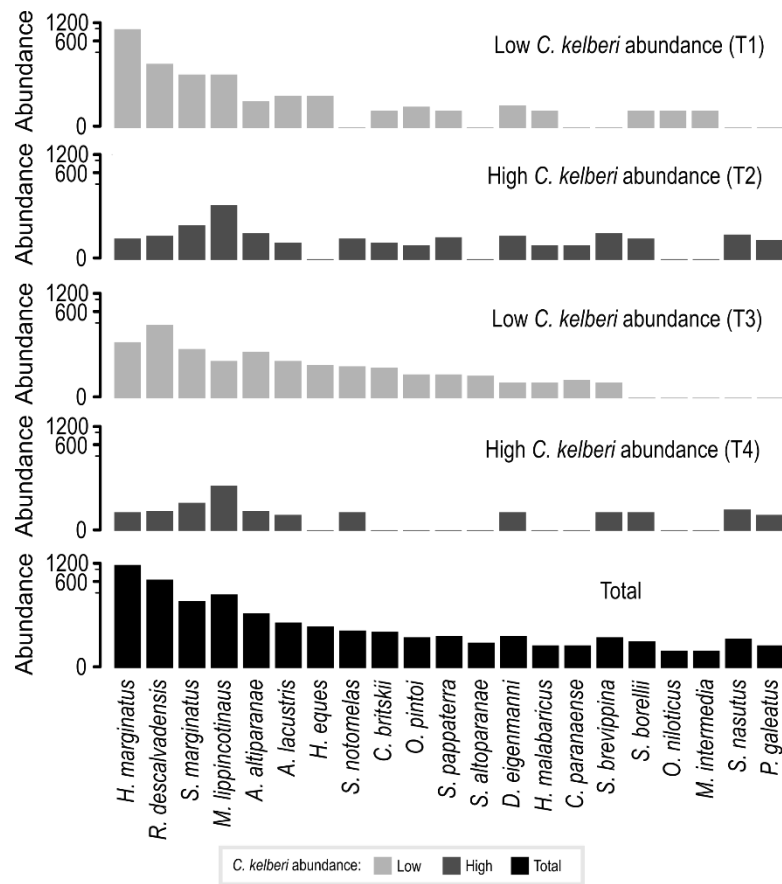


Fig. 3. Abundance and proportional abundance of fish species during sampling periods. Graphs show abundances during periods of low abundance (T1 and T3), high abundance of *C. kelberi* (T2 and T4) and for pooled samples (total).

Joint species modeling demonstrated that prey-fish species slightly varied over times and most importantly, that prey-fish species negatively correlated with abundance levels of *C. kelberi* (Fig. 4). Small size species were among the ones decreasing more drastically with increasing abundance levels of *C. kelberi* (i.e., *Crenicichla britskii* Kullander, 1982; *Ossancora eigenmanni* (Boulenger, 1895); *H. eques*; *H. marginatus*; *A. altiparanae*; *R. descalsvensis*; *Oligosarcus pinto* Amaral Campos, 1945; Fig. 4). Despite larger prey-fish species also decreased with increasing abundance levels of *C. kelberi*, larger prey-fish species decreased in a smaller rate than small size species, suggesting that larger prey-fish species were less affected than small size species.

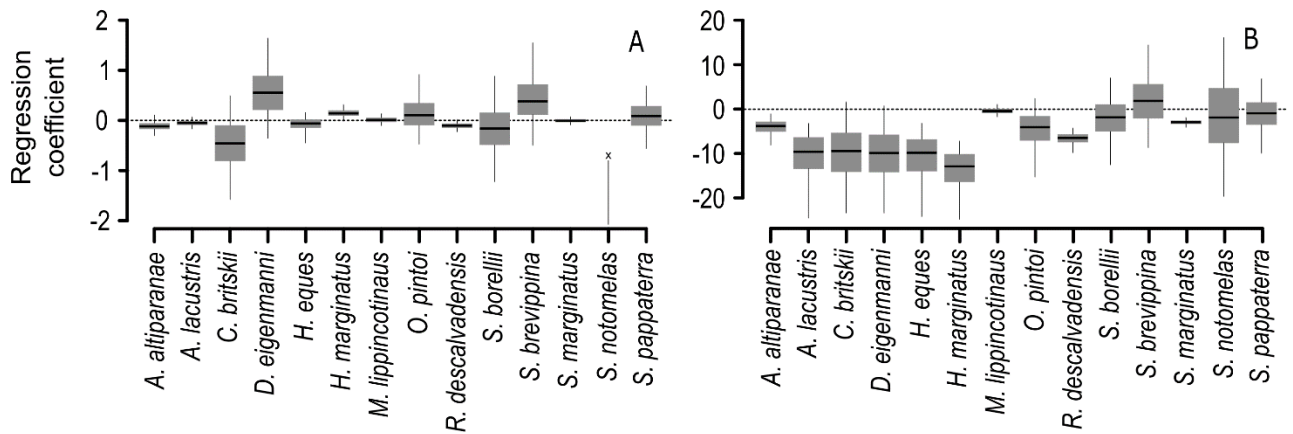


Fig. 4. Regression coefficients for abundance of prey-fish species as function of elapsed time (A) and abundance levels of *C. kelberi* (B). Horizontal dashes indicate median, grey boxes indicate 25% and 75% quantiles and whiskers indicate 2.5% and 97.5% quantiles for posteriori distribution of parameters. The “x” mark indicates an extremely negative estimate that is not show (median: -6.20; 2.5% and 97.5% quantiles: -0.82 and -17.56).

The results produced by CAP demonstrates significant relationship between variation in nestedness of fish assemblage and abundance levels of *C. kelberi* ( $F_{(1,32)} = 4.22$ ;  $P = 0.001$ ) (Fig. 5A). The variation accounted by this relationship was about 10% ( $R^2 = 0.11$ ) suggesting a moderately mild change in nestedness. Together with abundance patterns and results of joint species modeling, significant changes in nestedness indicate that fish assemblage during high abundance of *C. kelberi* is a subset of the one observed during low *C. kelberi* abundance. In contrast to findings for nestedness, CAP demonstrates no significant relationship between variation in turnover of fish assemblage and abundance levels of *C. kelberi* ( $F_{(1,32)} = -6.16$ ;  $P = 0.99$ ) (Fig. 5B). This result indicates that increasing abundance levels of *C. kelberi* does not lead to stochastic filtering species out of the assemblages, and provides even stronger support to the idea of selective predation by the invader.



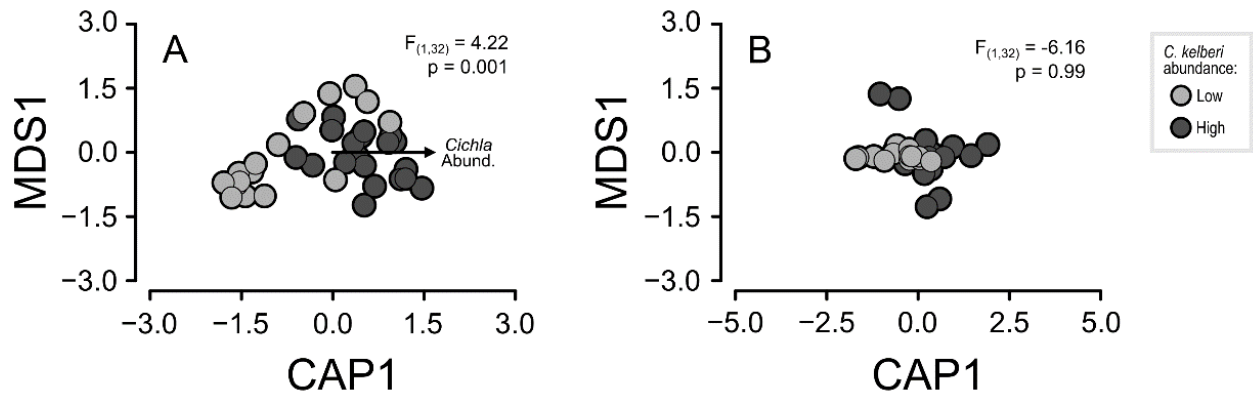


Fig. 05. Constrained analysis of principal coordinates (CAP) used to investigate the relationship of fish species nestedness (A) and species turnover (B) with abundance levels of *C. kelberi*.

### 3.4 DISCUSSION

During invasion process, invasive species may interact with assembly rules of local communities and, eventually, may change such rules and produce changes in community patterns. Here, we investigated the introduction by piscivorous fish as an additional constraining factor for fish community assembly. Supporting initial assumptions, our findings showed that many fish species decrease with increasing abundance of the introduced piscivorous fish, suggesting the introduction of *C. kelberi* as an additional constraining factor for local community assembly. Moreover, our major findings support the idea that increasing abundance of *C. kelberi* leads to species nestedness, meaning that fish assemblages observed during high abundance of *C. kelberi* are subsets of the ones observed during low abundance of this invasive predator. Because species nestedness were consistently produced as abundances of *C. kelberi* increases, our hypothesis on species nestedness were supported, but, differently, no support was found for species turn over hypothesis.

Species nestedness produced by invasion events suggest that the invasive species leads to selective species filtering on local communities (Patterson and Atmar, 1986). Considering our study scenario, the constraining rules implied by *C. kelberi* on community assembly most likely

relates to its strong predatory potential and the limited size of prey *C. kelberi* can prey upon. Previous studies for the same area have reported drastic reductions in small fish species richness and abundance with *C. kelberi* introduction (Pelicice et al. 2015; Pelicice and Agostinho 2009) and controlled experiments have evidenced the voracious predation of this invader upon small resident species (Kovalenko et al. 2010). Once intense predation by invader affects small size fish species at local scale, nestedness patterns may emerge as a result of species loss.

Nestedness patterns within the context of species invasions may alarm for invasion-driven ecological impacts. Species loss, which is closely related with the degree of nestedness, may imply in loss of ecological functions (Burkle et al. 2013) and such aspect can potentially affect the scenario we are investigating here. Because in tropics small fish species play important roles on energy transference across food webs and may act stabilizing trophic interactions (Winemiller 1990), it is quite likely that the nestedness patterns resemble changes in local food webs. For other aquatic ecosystems, for example, fish species loss with notable nestedness patterns have accompanied drastic disruption in food web structure of large Gatun Lake after the introduction of the piscivorous *Cichla ocellaris* (Zaret & Paine 1973).

In this study, increasing species nestedness with abundance of *C. kelberi* was detected over a period of early invasion with intermittent peaks of the invasive predator. In addition to suggest changes in assembly rules due to *C. kelberi* abundance, the temporal approach encompassed by our samples also highlights how vulnerable local assemblages are to changes in assembly rules (i.e., predator introduction). Such vulnerability may partially emerge from local habitat alteration, particularly driven by damming, which has been described as great drivers of changes in community assembly and biodiversity loss (Santos et al. 2017). In addition to the intrinsic vulnerability of the ecosystem, changes in community assembly caused by *C. kelberi* may favor novel species invasion, intensifying species loss and leading to stronger species nestedness. Other

ecosystems experiencing species loss, as described by nestedness patterns, had experienced drastic reduction in invasion resistance due to exclusion of resident competitors (Selmants et al. 2012).

In terms of emergent patterns in response to invasion events, other studies have described similar outcomes by resident assemblages demonstrating nested patterns after species invasion (e.g., Lazzaro et al. 2015). Interestingly, while our findings suggested the species filtering to be produced by selective predation, studies also support the selective species filtering to be played by strong competition in plant communities (e.g., Lazzaro et al. 2015). Such aspect highlights that nestedness pattern may not emerge from a single mechanism, but rather, are more likely to emerge from any mechanism that may share similar effects, as selective deletion of resident species. Despite of the lack of information on nestedness-driving mechanism, such aspect may be particularly useful for early detection of potential changes in community assembly caused by species invasions (Nienhuis and Aarts 2003; Heino et al. 2003). The same can be applied for the turnover approach we also considered here, but considering stochastic instead of selective species filtering as expected by nestedness. Looking for changes in resident species nestedness and turnover as a function species invasion may be a powerful tool for rapid assessments on changes in community assembly and for directing future investigations on the potential mechanisms causing changes in assembly patterns.

In summary, our findings suggest that invasion by a predatory fish can alter local assembly rules producing changes in outcoming patterns of community assembly. Consistent reduction in abundance of small size fish in response to peaks of the invasive *C. kelberi* produced species nestedness patterns over the invasion process. Considering the ecological context investigated here, selective predation on small fish species is the most likely mechanism driving the nestedness patterns. Different from the outstanding nestedness patterns in response to *C. kelberi* invasion, no variation in species turnover were detected suggesting no stochastic species deletion by the invader. Finally, because increasing species nestedness or turnover may reveal addition of selective

or stochastic species filtering, we advocate the use of the approach we employed in invasion events for early assessments and monitoring of ecological impacts.

## REFERENCES

- Aarts, B. G. W.; and P. H. Nienhuis (2003) Fish zonation and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Developments in Hydrobiology* 171: 157–178.
- Agostinho, A.A.; Pelicice, F.M.; Petry, A.C.; Gomes, L.C.; and Júlio Jr, H.F. (2007a) Fish diversity in the upper Parana River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 10: 174–186.
- Alofs, K.M.; and Jackson, D.A. (2015) The vulnerability of species to range expansions by predators can be predicted using historical species associations and body size. *Proc. R. Soc. B* 282: 1-9.
- Anderson, M.J.; and Willis, T.J. (2003) Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511–525.
- Balian, E.V.; Segers, H.; Lévêque, C.; and Martens, K. (2008). The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* 595: 627-637.
- Burkle, L.A.; Marlin, J.C. ; and Knight, T.M. (2013) Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science* 339: 1611-1615.
- Casatti, L.; Mendes, H.F.; and Ferreira, K.M. (2003) Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, southeastern Brazil. *Braz J Biol* 63: 213–222.
- Chase, J.M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *science* 328: 1388-1391.
- Godinho, A.L.; Fonseca, M.T.; and Araújo, L.M. (1994) The ecology of predator fish introductions: the case of Rio Doce valley lakes. In: Pinto-Coelho, R.M.; Giani A.; and Von Sperling, E. (eds) *Ecology and human impact on lakes and reservoirs in Minas Gerais, with special reference to future development and management strategies*. Seprac, Belo Horizonte, pp 77–83.
- Graça, W.J.; and Pavanelli, C.S. (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá: 241 p.
- Griffen, B.D.; Guy, T.; and Buck, J.C. (2008). Inhibition between invasives: a newly introduced predator moderates the impacts of a previously established invasive predator. *Journal of Animal Ecology* 77: 32-40.

- Heino, J.; Muotka, T.; Mykrä, H.; Paavola, R.; Hämäläinen, H.; and Koskenniemi, E., (2003) Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: implications for bioassessment and conservation. *Ecological applications*, 13: 842-852.
- Hoeinghaus, D.J.; Winemiller, K.O.; and Agostinho, A.A. (2008) Hydrogeomorphology and river impoundment affect food-chain length of diverse Neotropical food webs. *Oikos* 117: 984-995.
- Howe, A.G., Ravn, H.P.; Pippet, C.B.; and Aebi, A. (2016) Potential for exploitative competition, not intraguild predation, between invasive harlequin ladybirds and flowerbugs in urban parks. *Biological invasions* 18: 517-532.
- Jorcín, A.; and Nogueira, M.G. (2005). Temporal and spatial patterns based on sediment and sediment–water interface characteristics along a cascade of reservoirs (Paranapanema River, south-east Brazil). *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 10: 1-12.
- Kovalenko, K.E.; Dibble, E.D.; Agostinho, A.A.; Cantanhêde, G.; and Fugli, R. (2010) Direct and indirect effects of an introduced piscivore, *Cichla kelberi* and their modification by aquatic plants. *Hydrobiologia* 638: 245-253.
- Lazzaro, L.; Giuliani, C.; Benesperi, R.; Calamassi, R.; and Foggi, B. (2015) Plant species loss and community nestedness after leguminous tree *Acacia pycnantha* invasion in a Mediterranean ecosystem. *Folia Geobotanica* 50: 229-238.
- Legendre, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 1324–1334.
- Leibold, M.A.; and Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97: 237-250.
- Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; and Loreau, M. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters* 7: 601-613.
- Lévêque, C.; Balian, E.V.; and Martens, K. (2005). An assessment of animal species diversity in continental waters. *Aquatic Biodiversity* 2: 39-67.
- Lowe, S.; Browne, M.; Boudjelas, S.; and De Poorter, M. (2000) 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database (Vol. 12). Invasive Species Specialist Group, Auckland: 12p.
- Luiz, E.A.; Petry, A.C.; Pavanelli, C.S.; Júlio Jr., H.F.; Latini, J.D.; and Domingues, V.M. (2005) As assembleias de peixes de reservatórios hidrelétricos do estado do Paraná e bacias limítrofes. In: Rodrigues, L.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; and Gomes, L.C. (eds) *Biocenose em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. Rima Editora, São Carlos, pp. 169-184.
- Marini, L.; Bertolli, A.; Bona, E.; Federici, G.; Martini, F.; Prosser, F.; and Bommarco, R. (2013) Beta-diversity patterns elucidate mechanisms of alien plant invasion in mountains. *Global Ecology and Biogeography* 22: 450-460.
- Moyle, P.B.; and Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological conservation* 78: 149-161.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Szoecs, E.; and Wagner, H. (2017). *vegan: Community Ecology Package*. Version 2.4-2. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Padilla, D.K.; and Williams, S.L. (2004) Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 131-138.
- Patterson, B.D. and Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- Pelicice, F.M.; Agostinho, A.A. (2006) Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 10-19.
- Pelicice, F.M.; and Agostinho, A.A. (2009) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical Reservoir. *Biological Invasions* 11: 1789-1801.
- Pelicice, F.M.; Latini, J.D.; and Agostinho, A.A. (2015) Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia* 746: 271-283.
- Pierini, S.A., and Thomaz, S. M. (2009). Effects of limnological and morphometric factors upon Zmin, Zmax and width of *Egeria* spp stands in a tropical reservoir. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52: 387-396.
- Podani, J.; Ricotta, C.; and Schmera, D. (2013) A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecol. Complex.* 15: 52–61.
- Santos, N.C.L.; de Santana, H.S.; Ortega, J.C.G.; Dias, R.M. ; Stegmann, L.F. ; da Silva Araújo, I.M. ; Severi, W. ; Bini, L.M.; Gomes, L.C.; and Agostinho, A.A. (2017) Environmental filters predict the trait composition of fish communities in reservoir cascades. *Hydrobiologia*: 1-9.
- Sanders, N.J., Gotelli, N.J.; Heller, N.E.; and Gordon, D.M. (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 2474-2477.
- Selmants, P.C.; Zavaleta, E.S.; Pasari, J.R.; and Hernandez, D.L. (2012) Realistic plant species losses reduce invasion resistance in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology* 100: 723-731.
- Shafland, P.L. (1999). The introduced butterfly peacock (*Cichla ocellaris*) in Florida. I. Fish community analyses. *Reviews in Fisheries Science* 7: 71-94.
- Warton, D.I.; Blanchet, F.G.; O'Hara, R.B.; Ovaskainen, O.; Taskinen, S.; Walker, S.C.; and Hui, F.K. (2015) So many variables: joint modeling in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 30: 766-779.
- Wright, D.H.; and Reeves, J.H. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92: 416-428.
- Zaret T.M.; Paine R.T. (1973) Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449–455.

## APPENDIX

Table S1. Fish species recorded in the Rosana reservoir during invasion of *C. kelberi*, in a series of intercalated periods of low (t1 and t3) and high (t2 and t4) abundance of *C. kelberi*.

Family	Species	t1 (low Cichla)	t2 (high Cichla)	t3 (low Cichla)	t4 (high Cichla)
Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken 1875)	1	1	1	0
Anostomidae	<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello & Britski 1990	1	0	0	0
Anostomidae	<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger 1900)	0	1	1	0
Anostomidae	<i>Schizodon nasutus</i> Kner 1858	0	1	0	0
Auchenipteridae	<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus 1766)	0	1	0	1
Characidae	<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti [V.] & Britski [H. A.] 2000	1	1	1	1
Characidae	<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911	1	1	1	0
Characidae	<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)	1	0	1	0
Characidae	<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann 1908	0	0	1	0
Characidae	<i>Oligosarcus pinto</i> Amaral Campos, 1945	1	0	1	1
Characidae	<i>Roeboides descalvadensis</i> Fowler, 1932	1	1	1	1
Characidae	<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	1	1	0	0
Cichlidae	<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	1	1	1	1
Cichlidae	<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander 1983	1	0	0	1
Cichlidae	<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	1	0	1	1
Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus 1758)	0	0	1	0
Cichlidae	<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)	1	0	1	1
Curimatidae	<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann 1889)	1	1	0	1
Doradidae	<i>Ossancora eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	1	1	1	1
Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch 1794)	1	0	1	1
Serrasalmidae	<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	1	1	1	1
Serrasalmidae	<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	1	1	1	1

## **4 ESTRUTURA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM ECOSISTEMAS DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO: RESULTADOS DE VARIAÇÕES DE CURTO E LONGO PRAZO**

### **RESUMO**

Os padrões de ocorrência de espécies têm sido utilizados para aprimorar a compreensão das metacomunidades e sua variação ao longo do espaço e do tempo. Muitos mecanismos ecológicos nas metacomunidades podem ser revelados por aspectos estruturais relacionados à ocorrência de espécies. Aspectos estruturais como a coerência de ocorrências das espécies, substituição de espécies e agrupamento de limites de distribuição das espécies, por exemplo, auxiliam na detecção de estruturas subjacentes das metacomunidade (como por exemplo, a estrutura “Clementisiana”, a de “perda agrupada de espécies” e a estrutura “Glesoniana”). Foi investigada a estrutura da metacomunidade em assembleia de peixes de uma planície de inundação. Para tanto, utilizou-se do protocolo descrito por Presley et al. 2010 que propõem a classificação das estruturas de metacomunidade entre (i) aleatória, (ii) tabuleiro de xadrez, (iii) Clementisiana, (iv) Gleasonian, (v) uniformemente espaçada, (vi) perda agrupada de espécies, (vii) perda aleatória de espécies, (viii) perda hiperdispersa de espécies e (xi-xiv) versões de “quase estrutura” das últimas seis. Foram amostrados peixes em vários corpos aquáticos ao longo de quatro ciclos hidrológicos distribuídos nos anos 2000, 2001, 2010 e 2011. Avaliamos a variação na estrutura de metacomunidade em curto prazo (variação sazonal) e a variação em longo prazo. Os resultados esperados incluíram mudanças sazonais na estrutura da metacomunidade (i) ao longo dos ciclos hidrológicos e (ii) ao longo de uma década. A expectativa desse padrão se deve ao fato de que (i) o pulso de inundação desempenha um importante papel estruturador nas comunidades aquáticas e porque (ii) as condições ambientais podem sofrer grandes variações devido à estocasticidade natural e possíveis alterações de *habitat* causadas pelo homem. Os



resultados encontrados indicaram que a metacomunidade não apresentou padrões estruturados ao longo do período entre 2000 e 2001, mas foi consistentemente estruturado na maioria dos períodos hidrológicos entre 2010 e 2011. Após uma década, as mudanças na metacomunidade que variaram de uma estrutura majoritariamente aleatória para a uma estrutura majoritariamente baseada em de perda de espécies indicam que processos de filtragem de espécies se fortaleceram entre as amostras de longo prazo. Tais aspectos estão relacionados com a estocasticidade natural ou mesmo relacionados a impactos causados por alterações ambientais, como a implementação de represas à montante, o que, por conseguinte, levam a alteração dos mecanismos subjacentes que determinam a estrutura da metacomunidade. Além disso, um aspecto interessante foi a prevalência da perda agrupada de espécies durante o período de 2010-2011, com momentâneas transições para estruturas aleatórias nos períodos de inundação. Esse aspecto condiz com a ideia de homogeneização causada pelo pulso de inundação, o que consequentemente pode levar a desestruturação das metacomunidades.

**Palavras-chave:** Alto Rio Paraná, Montagem de comunidades, Co-occurrence, Filtros ambientais

## 4.1 INTRODUÇÃO

A metacomunidade pode ser definida como um conjunto de comunidades locais potencialmente conectadas através da dispersão (Leibold e Mikkelson 2002; Leibold et al., 2004; Logue et al., 2011). Esse assunto ganhou notável atenção entre os ecólogos nos últimos anos e alcançou um desenvolvimento conceitual significativo (por exemplo, Presley et al., 2010). Tal interesse aumentou principalmente porque a investigação de metacomunidades fornece uma perspectiva mais holística sobre a distribuição de espécies, que é alcançada através da integração de aspectos relacionados ao conjunto de espécies regional e às forças biológicas locais que impulsionam a montagem da comunidade (Leibold et al., 2004, Harrison & Cornell, 2008). Nesse sentido, as investigações no tópico da metacomunidade seguiram duas vias principais, uma que explora as perspectivas mecanicistas (Cottenie 2005; Leibold et al., 2004) e outra principalmente focada na identificação de padrões (Leibold e Mikkelson 2002; Presley et al., 2010). O último, em particular, ganhou notável popularidade devido ao seu desenvolvimento conceitual e grande aplicabilidade (por exemplo, Presley et al., 2010; Heino et al., 2015; Henriques-Silva et al., 2013). Este método baseia-se na inspeção dos chamados "elementos da estrutura da metacomunidade", que permite a classificação da metacomunidade em estruturas idealizadas, as quais são resultantes de mecanismos estruturantes (Leibold e Mikkelson 2002; Presley et al., 2010).

Os elementos da estrutura da metacomunidade são dados (i) pela coerência na ocorrência das espécies, (ii) pelos padrões de substituição de espécies e (iii) pelos padrões de agrupamento de limites de distribuição das espécies (Leibold e Mikkelson 2002; Presley et al., 2010). A coerência pode ser descrita como a constância em que as espécies ocorrem ao longo do gradiente ambiental (Leibold e Mikkelson 2002). Este elemento é fundamentado no princípio ecológico de que a abundância das espécies segue uma distribuição gaussiana ao longo de gradientes ambientais e, portanto, sua distribuição deve ser regularmente contínua dentro de sua

faixa de ocorrência (Presley et al., 2010). A substituição de espécies é muito mais relacionada a trocas na ocorrência de espécies ao longo de um gradiente ambiental e esse aspecto, de acordo com Presley et al. (2010), incorpora tanto a substituição de uma espécie por uma outra (substituição positiva *sensu* Leibold e Mikkelson, 2002) quanto a perda da espécie ao longo do gradiente ambiental, i.e., aninhamento (substituição negativa *sensu* Leibold e Mikkelson, 2002). A substituição positiva é ecologicamente relacionada com casos em que as espécies ocupam intervalos ambientais semelhantes, porém, apresentam condições ótimas em diferentes pontos do gradiente ambiental; ou mesmo, quando as espécies são semelhantes em termos de habilidades de dispersão, mas são dispersas a partir de diferentes fontes (Gascón et al., 216). Em contraste, a substituição negativa, segundo Leibold e Mikkelson (2002), revela o aninhamento de espécies que é relacionado com diferenças nas tolerâncias ambientais, ou mesmo, diferenças na capacidade de dispersão das espécies. Por último, o agrupamento de limites de distribuição das espécies indica, como o próprio termo sugere, o quanto os limites de distribuição das espécies são agrupados em um mesmo intervalo ambiental (Leibold e Mikkelson 2002; Morisita, 1971). A interpretação ecológica desse elemento estrutural diz respeito, por exemplo, a um grupo de espécies que compartilha formas de balanço competitivo e difere de outros grupos com a mesma propriedade (Leibold and Mikkelson 2002).

A combinação de resultados de elementos leva a distinguir entre 14 estruturas idealizadas de metacomunidade. Tais estruturas são: (i) aleatória, (ii) tabuleiro de xadrez, (iii) Clementsiana, (iv) Gleasonian, (v) uniformemente espaçada, (vi) perda agrupada de espécies, (vii) perda aleatória de espécies, (viii) perda hiperdispersa de espécies e (xi-xiv) versões de “quase estrutura” das últimas seis (Presley et al., 2010). Para as metacomunidades Clementsianas, por exemplo, espera-se que as espécies respondam aos gradientes ambientais em grupos, comportando-se como "superorganismos" (Clements, 1936). Assim, uma combinação entre a coerência na resposta de espécies, a substituição positiva das espécies e o agrupamento de limites de distribuição das espécies deve emergir de elementos da metacomunidade (Leibold e

Mikkelsen, 2002). Diferente da estrutura Clementsiana, as estruturas de tabuleiro de xadrez, que pressupõem fortes interações competitivas determinando a distribuição das espécies (Diamond, 1975), podem ser reveladas simplesmente por coerências negativas na distribuição das espécies (Leibold e Mikkelsen, 2002). Outras estruturas de metacomunidade, como a perda agrupada de espécies – que indicam diferentes tolerâncias ambientais ou habilidades de dispersão dentro de uma metacomunidade compartimentada, são detectadas por coerência na resposta das espécies, por uma substituição de espécies negativa e por um agrupamento de limites de distribuição das espécies positivo (Presley et al., 2010).

Esse modelo teórico tem sido utilizado para avaliar a estrutura da metacomunidade para muitos grupos taxonômicos, incluindo, por exemplo, peixes, aves e gastrópodes aquáticos (Fernandes et al., 2014; Henriques-Silva et al., 2013; Bonthoux e Balent, 2015). A maioria deles investigou momentos pontuais da metacomunidade e poucos investigaram variações temporais, em particular considerando simultaneamente mudanças na metacomunidade em curto prazo, e mudanças decorridas após longos períodos. Tais abordagens podem ser bastante valiosas para a compreensão de aspectos gerais da dinâmica da metacomunidade (Erös et al., 2013), o que pode ser particularmente importante no atual cenário de intensas mudanças ambientais (Lavergne et al., 2010). Os ecossistemas de água doce, por exemplo, podem apresentar ciclos sazonais e sofrer impactos severos devido a mudanças ambientais (por exemplo, represamento intenso, Winemiller et al., 2016). Tais ecossistemas são bastante peculiares porque podem apresentar condições naturais de isolamento e fragmentação (Heino et al., 2015), o que, de fato, são característica que compõe modelos ideias de metacomunidade.

Nas planícies de inundação, em particular, o isolamento de ecossistemas locais, causados, por exemplo, por secas severas, se intercala com alta conectividade da paisagem causada por grandes eventos de inundação. Ao longo desses períodos, os mecanismos subjacentes podem variar e as diferenças na interação entre (i) o espaço, (ii) as condições

ambientais e (iii) as interações das espécies podem mudar a estrutura metacomunitária subjacente (Fernandes et al., 2014). Além das variações sazonais, as mudanças de longo prazo nos ecossistemas aquáticos são bastante prováveis, tanto por variação natural quanto por impactos impulsionados por humanos. Tais modificações são propensas a ocorrerem em metacomunidades dos peixes, por exemplo, que são altamente influenciadas por aspectos hidrológicos (Sá-Oliveira et al., 2015). Nesse contexto, no entanto, mudanças subjacentes na estrutura da metacomunidade também são esperadas, porém, poucas investigadas.

No presente trabalho, foi investigada a estrutura de uma metacomunidade de peixes em uma grande planície de inundação e avaliada a variação da metacomunidade ao longo de curto prazo (variação sazonal) e longo prazo (variação ao longo de uma década). Foi utilizado o protocolo descrito por Presley et al. 2010, pois o mesmo fornece uma aplicação útil de reconhecimento de padrões para descrever a estrutura da metacomunidade. Como o pulso de inundação é um dos principais fatores que estruturaram as comunidades aquáticas (Junk et al., 1989), foram esperadas mudanças sazonais na estrutura da metacomunidade dos peixes ao longo dos ciclos hidrológicos. Como provavelmente os ecossistemas locais na planície de inundação se comportam como compartimentos durante as secas e nessas condições as interações interespecíficas e efeitos dos filtros ambientais são intensificados, foi considerada a hipótese de que a metacomunidade segue uma estrutura de perda de espécies agrupadas durante esses períodos. Em contraste, porque as inundações podem aumentar a conectividade e favorecer a dispersão de espécies, foi considerada a hipótese de que a metacomunidade segue uma estrutura aleatória durante esses períodos. Também, porque mudanças estocásticas são prováveis durante longos períodos de tempo, mudanças de longo prazo na estrutura da metacomunidade dos peixes foram esperadas. Devido aos impactos locais causados por barragens que se intensificaram ao longo das últimas décadas, foi esperado também que a perda agrupada de espécies se intensificasse ao longo do tempo. Para explorar esses padrões, foram utilizados dados de peixes

amostrados em vários corpos aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná ao longo de quatro ciclos hidrológicos nos anos 2000, 2001, 2010 e 2011.

## 4.2 MÉTODOS

### 4.2.1 Área de estudo

O alto rio Paraná é o décimo maior rio do mundo em descarga anual ( $5,0 \times 10^8 \text{ m}^3$  ano<sup>-1</sup>) e quarto na área de drenagem ( $2,8 \times 10^6 \text{ km}^2$ ) (Agostinho et al., 2002, Orfeo e Stevaux, 2002). O rio Paraná está localizado na parte sul do continente, correndo por territórios brasileiros, paraguaios e argentinos. Seu terço superior é chamado de Alto Paraná e drena uma extensa área que cobre 891 mil  $\text{km}^2$ . Nesta área, a formação geológica consiste principalmente em rochas sedimentares e vulcânicas e as características geomorfológicas incluem um amplo canal sinuoso com inclinação suave ( $0,09 \text{ m km}^{-1}$ ) (Stevaux 1994, Orfeo e Stevaux 2002). A inserção de vários afluentes neste trecho do rio forma uma paisagem fluvial anastomosada (Orfeo e Stevaux 2002). A paisagem aluvial também é composta por vários corpos aquáticos lênticos que são permanentemente ou temporariamente conectados ao canal principal do rio, incluindo lagoas, canais secundários e brejos (Stevaux 1994, Agostinho et al. 2004a, Stevaux e Souza, 2004).

Ao longo do seu canal principal, o alto rio Paraná é fortemente barrado, mas um último trecho de 230 km de águas livres de fluxo permanece na sua porção mais ao sul (Souza Filho e Stevaux, 2004). Dentro deste trecho, as águas do canal principal do rio Alto Paraná mostram baixos níveis de nutrientes e turbidez devido ao barramento intenso nas porções a montante (Roberto et al., 2009). Apesar da falta de represamento, este trecho é influenciado por atividades humanas como a pesca esportiva e atividades de lazer, além de atividades agropecuárias no entorno do rio (Souza Filho e Stevaux, 2004).

Alguns afluentes contribuem para a heterogeneidade da paisagem em termos de condições ambientais (Souza Filho e Stevaux, 2004). O rio Baía, por exemplo, é formado por águas ligeiramente ácidas com grandes níveis de substâncias húmicas, o que produz águas pretas bastante notáveis. A topografia mais plana de sua bacia de drenagem produz limite quase não definido entre o canal do rio, lagoas adjacentes e áreas inundadas (Stevaux e Souza 2004), caracterizando uma paisagem altamente conectada. Em contraste, o rio Ivinhema atravessa um parque nacional cujo estado de conservação se aproxima de condições prístinas. Suas águas são rápidas e turvas, devido a grandes níveis de sólidos em suspensão, além de ricas em nutrientes, o que garante altos níveis de produtividade ecológica (Souza Filho e Stevaux, 2004).

Essas áreas possuem regime de inundações razoavelmente regulares. Os eventos de precipitação se concentram entre outubro e fevereiro e a seca, entre junho e setembro, o que produz períodos de inundação que coincidem com os picos de temperatura (Agostinho et al., 2004; Thomaz et al., 2004). Durante os dois períodos investigados neste estudo (2000-2001 e 2010-2011), a planície de inundação experimentou uma seca notável no primeiro período e um período chuvoso extremo no segundo período. Durante inundações extremas, como a observada no período entre 2010-2011, por exemplo, a paisagem fica altamente conectada e a planície alagada pode atingir 15 km de largura.

Devido à grande heterogeneidade do *habitat* e aos eventos inundáveis, esse trecho suporta uma grande diversidade de espécies aquáticas (Agostinho et al., 2004). A ictiofauna é rica, representada por mais de 170 espécies, classificadas em pelo menos 35 famílias (Graça e Pavanelli 2007), das quais Characiformes e Siluriformes são as mais diversas e abundantes (Agostinho et al., 2004, 2007) (Tabela 1). A ictiofauna é composta por pequenas espécies (por exemplo, *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner 1907) e *Serrapinus notomelas* (Eigenmann 1915)) (Delariva et al., 1994, Agostinho et al., 2007b, Gomes et al., 2012, Lopes et al., 2015), espécies de médio tamanho corporal (por exemplo, *Leporinus friderici* (Bloch 1794),

*Serrasalmus marginatus* Valenciennes 1837) e algumas espécies grandes também podem ser encontradas, como *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz 1829) e *Prochilodus lineatus* (Valenciennes 1837). Os predadores são diversos e a maioria das espécies ocupa *habitat* abertos, como *Pseudoplatystoma corruscans*, *Cichla Kelberi* Kullander & Ferreira, 2006, *Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes 1840). Apesar disso, predadores de emboscada são muito abundantes (*Hoplias malabaricus* (Bloch 1794), *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix & Agassiz 1829). A grande conectividade entre os corpos de água permite que a espécie ocorra em toda a paisagem (Agostinho et al., 2000). Embora a maioria das espécies seja registrada em toda a planície, a composição das espécies apresenta certa estruturação entre os diferentes biótopos, refletindo as idiosincrasias taxonômicas (Agostinho et al., 2000).

#### 4.2.2 Procedimento amostral

Os dados utilizados neste estudo provêm do Programa de Pesquisa Ecológica de Longo Prazo que monitora a área do último trecho não barrado do alto rio Paraná. Este programa possui bancos de dados de peixes e outras comunidades aquáticas monitorados de forma sistemática há mais de 30 anos (ver <http://www.nupelia.uem.br>). Particularmente durante os anos 2000, 2001, 2010 e 2011, extensas pesquisas abrangeram uma área maior para capturar a estrutura espacial das comunidades aquáticas locais. Muitos canais, lagoas conectadas e isoladas associados ao rio Paraná, Baía River e Ivinhema foram amostradas trimestralmente. Neste estudo, foram utilizados dados provenientes de 20 corpos aquáticos que atingem critérios estabelecidos *a priori* que incluem (i) terem sido amostrados consistentemente nos anos 2000, 2001, 2010 e 2011 e (ii) terem sido amostrados usando abordagens similares. Para essas amostras, os peixes foram capturados usando redes de espera de uma grande variedade de malhagens (2, 4, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14 e 16 cm). Redes de espera foram instaladas de forma consistente durante a noite e verificadas às 8:00 da manhã, 4:00 da tarde e 10:00 da noite,



totalizando 24 horas de esforço amostral. Todos os peixes capturados foram identificados a espécies de acordo com bibliografia especializada e as cópias registradas foram garantidas pela cura da Coleção Ictiológica do Nupélia.

#### 4.2.3 Análises estatísticas

Para a análise da estrutura da metacomunidade, foi considerado separadamente cada período de amostragem em cada ano, o que permite investigar os padrões emergentes da metacomunidade ao longo das escalas de curto e longo prazos. Uma matriz formada por presença de espécies foi construída para cada período de amostragem e forneceu base para a análise da metacomunidade.

As estruturas da metacomunidade foram avaliadas através do protocolo descrito por Presley et al. (2010), que se baseia em primeiras tentativas de Leibold e Mikkelsen (2002). Para isso, espécies e sites são primeiro reordenados na matriz espécie por local de acordo com suas semelhanças (Presley et al., 2010; Leibold e Mikkelsen, 2002). Isso é realizado pela aplicação de uma análise de correspondência da matriz espécie por local e obtenção da ordem dos escores das espécies e dos sites a partir da primeira dimensão da ordenação. Como a análise de correspondência maximiza a proximidade entre espécies com distribuições similares e locais com espécies semelhantes, as classificações dos dois locais e as espécies dentro das dimensões da ordenação descrevem a ordem ao longo de um gradiente ambiental indireto (Presley et al., 2010).

Uma vez que as espécies por local são ordenadas, uma abordagem hierárquica é usada para identificar quais das potenciais estruturas da metacomunidade melhor descrevem os dados (Fig. 1). Esta abordagem baseia-se em uma árvore de decisão considerando três elementos-chave da metacomunidade – a ocorrência das espécies, a substituição de espécies e o

agrupamento de limites de distribuição das espécies (Leibold e Mikkelson 2002; Presley et al., 2010). O primeiro passo da árvore de decisão consiste em inspecionar a coerência da metacomunidade, que é, basicamente, quão congruente são as distribuições das espécies ao longo do gradiente ambiental. A coerência é medida contando o número de interrupções, isto é, ausências embutidas, nas distribuições de espécies ao longo da matriz reordenada de espécies por local. Ausências embutidas observadas são contrastadas com modelos nulos para testar diferenças significativas de distribuições aleatórias. Nenhuma diferença do esperado ao acaso indica uma estrutura aleatória da metacomunidade, o que conduz diretamente a um dos resultados das possíveis estruturas (Fig. 1 B). Diferentemente, ausências embutidas significativamente maiores que o esperado ao acaso indicam que muitas espécies tendem a não coocorrer, e isso sugere que a estrutura da metacomunidade segue um padrão de tabuleiro de xadrez, outro resultado das possíveis estruturas (Fig. 1 A). Se as ausências embutidas são significativamente menores do que o esperado ao acaso, a coerência da metacomunidade é considerada positiva (ou seja, a maioria das espécies responde de forma semelhante ao gradiente ambiental) e conclusões sobre a estrutura da metacomunidade requer a inspeção de outros 2 elementos da metacomunidade.

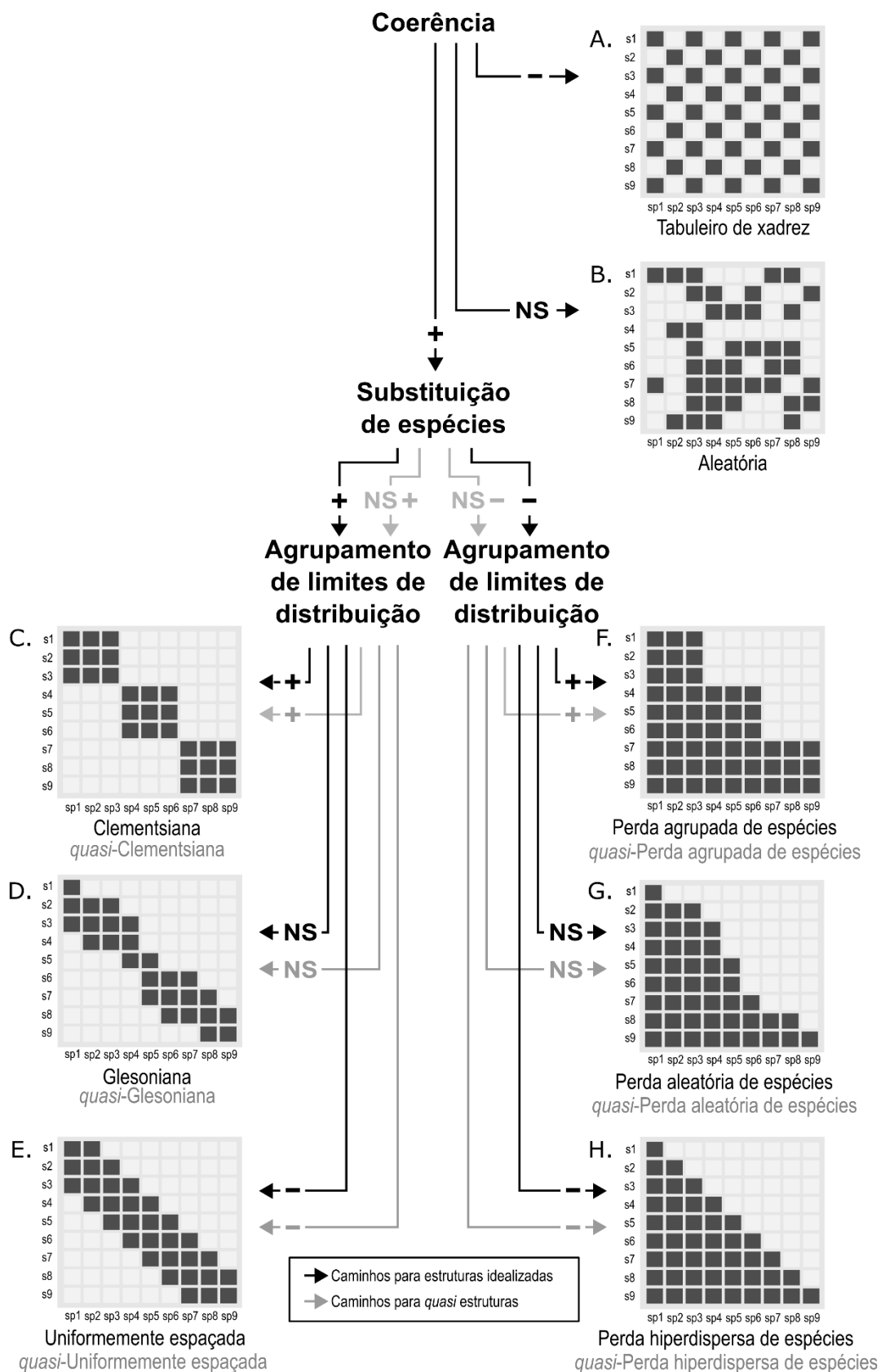


Fig. 1. Árvore de decisão para determinar estruturas de metacomunidade. As setas pretas indicam estruturas de metacomunidade idealizadas. As setas cinzas indicam *quasi* estruturas de metacomunidade, que são semelhantes às estruturas de metacomunidade idealizadas, mas apresentam padrões menos robustos.

Neste caso, o próximo passo consiste em inspecionar a substituição de espécies, o que basicamente indica como as espécies são substituídas ao longo do gradiente ambiental. A medida formal é dada pelo número de vezes que as espécies são substituídas ao longo da matriz reordenada de espécies por locais. A substituição de espécies observada é contrastada com modelos nulos para testar diferenças significativas de distribuições aleatória. A dicotomia em termos de resultados positivos ou negativos na substituição de espécies leva ao passo seguinte da árvore de decisão, conforme descrito abaixo.

A substituição de espécies significativamente maior do que o esperado ao acaso indica que as espécies são substituídas ao longo do gradiente ambiental e conclusões sobre a estrutura da metacomunidade requerem um terceiro passo. O terceiro passo consiste em inspecionar o agrupamento de limites de distribuição das espécies, o que descreve o quanto a substituição de espécies ocorre em grupos ao longo do gradiente ambiental. Esse aspecto é medido pelo índice de Morisita (1971), que basicamente descreve o grau de agregação de espécies. A significância é avaliada através de um teste  $\chi^2$ . A significância é testada pela comparação do índice de Morisita observado em contraste com o esperado ao acaso (Hoagland e Collins, 1997). Os valores do índice Morisita significativamente maiores do que 1 indicam o agrupamento dos limites de distribuição das espécies, o que significa que as substituições de espécies ocorrem em grupos. Esse aspecto reflete os padrões esperados para a estrutura metacomunidade Clementisiana (Fig. 1 C). Em contraste, os valores do índice de Morisita significativamente menores do que 1 indicam limites hiperdispersos, o que significa que a substituição das espécies é uniformemente espaçada ao longo do gradiente ambiental. Esses resultados satisfazem os resultados esperados para a estrutura de metacomunidade uniformemente espaçada (Fig. 1 E). Diferente do observado para o agrupamento dos limites de distribuição e para os limites de distribuição hiperdispersos, o  $\chi^2$  não significativo para o índice

de Morisita indica limites aleatoriamente distribuídos, o que caracteriza a estrutura de metacomunidade Gleasoniana (Fig. 1 D).

Nos casos em que o segundo passo da árvore de decisão demonstra uma substituição de espécies significativamente menor que o esperado ao acaso, um padrão de espécies aninhadas é observado ao longo do gradiente ambiental e também é necessário um terceiro passo para determinar a estrutura da metacomunidade. Esse passo também considera a inspeção do agrupamento de limites de distribuição das espécies. Os valores do índice de Morisita significativamente maiores do que 1 indicam que há perda agrupada de espécies ao longo do gradiente ambiental, o que sugere uma estrutura de metacomunidade de perda agrupada de espécies (Fig. 1 F). Diferentemente, os valores do índice de Morisita significativamente menores que 1 indicam que a perda de espécies é uniformemente espaçada ao longo do gradiente ambiental, o que é congruente com a estrutura da metacomunidade de perda de espécies hiperdispersas (Fig. 1 H). Onde nenhuma diferença é encontrada para o índice de Morisita em contraste com o esperado ao acaso, os resultados estão de acordo com a estrutura metacomunidade de perda aleatória de espécies (Fig. 1 G).

O nível de significância associado a substituição das espécies pode estar relacionado à força dos mecanismos estruturantes e, portanto, resultados positivos ou negativos podem também ser interpretados como padrões estatísticos mais fracos. Nesse caso, valores positivos ou negativos de substituição de espécies leva a etapas adicionais que são ligeiramente parecidas com as descritas no caso de resultados significativos. Os padrões de metacomunidade resultantes, no entanto, por serem mais fracos, são considerados como “*quasi-estruturas*” em vez de estruturas idealizadas (Fig. C-H).

Para todas as análises consideradas nesse modelo conceitual, os modelos nulos utilizados foram construídos para restringir a riqueza de espécies dos locais e preencher os intervalos de espécies com base nas suas probabilidades marginais. Essa escolha está entre os

algoritmos de melhor desempenho e geralmente é recomendada para o protocolo de estrutura da metacomunidade (Dallas 2014, Ulrich e Gotelli, 2007). Os modelos nulos foram construídos sob 9999 aleatorizações e os níveis de significância assumidos foram de 0,05.

#### 4.3 RESULTADOS

Um total de 103 espécies em 27 famílias foram registradas em todos os períodos de amostragem. As espécies mais frequentes foram *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1837, *Hoplias* spp, *Loricariichthys platymetopon* Isbrücker & Nijssen, 1979, *Pimelodus ornatus* Kner, 1858, *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) e *Prochilodus lineatus*. Entre todos os sites amostrados, a riqueza de espécies por site variou de 4 a 44 com 19,9 (DP = 7,08) espécies em média.

A análise dos elementos da metacomunidade revelou padrões interessantes para a assembleia de peixes (Fig. 2; Tabela 1). Para os anos de 2000 e 2001, a coerência na metacomunidade não diferiu do esperado ao acaso em quase todas as estações de amostragem, indicando uma estrutura de metacomunidade aleatória. Dentro deste intervalo de tempo, estrutura significativa de metacomunidade só foi observada no mês de maio de 2001 (Fig. 2; Tabela 1).

Para essas amostras, a coerência da metacomunidade foi significativamente diferente do aleatório, demonstrando um menor número de ausências embutidas (AusEmb) do que o esperado ao acaso ( $\mu_{sim}$ ) (Tabela 1). Isso sugere que os intervalos da maioria das espécies respondem à variação no gradiente ambiental. Para este período, significativamente menos substituições de espécies do que o esperado por acaso e valores de agregação significativamente elevados ( $> 1$ ; Morisita) resultaram na perda agrupada de espécies como a melhor estrutura de metacomunidade que descreve os dados (Tabela 1).

Durante os anos de 2010 e 2011, a coerência da distribuição das espécies na metacomunidade foi observada para a maioria dos períodos de amostragem. A substituição de espécies foi significativamente menor do que o esperado ao acaso e os valores de agregação (Morisita) foram significativamente maiores do que 1, o que satisfaz os resultados esperados pela perda agrupada de espécies (Tabela 1). Curiosamente, a coerência da distribuição de espécies na metacomunidade não diferiu do esperado ao acaso para ambos os períodos de amostragem durante a estação úmida, indicando uma estrutura de metacomunidade aleatória durante esses períodos.

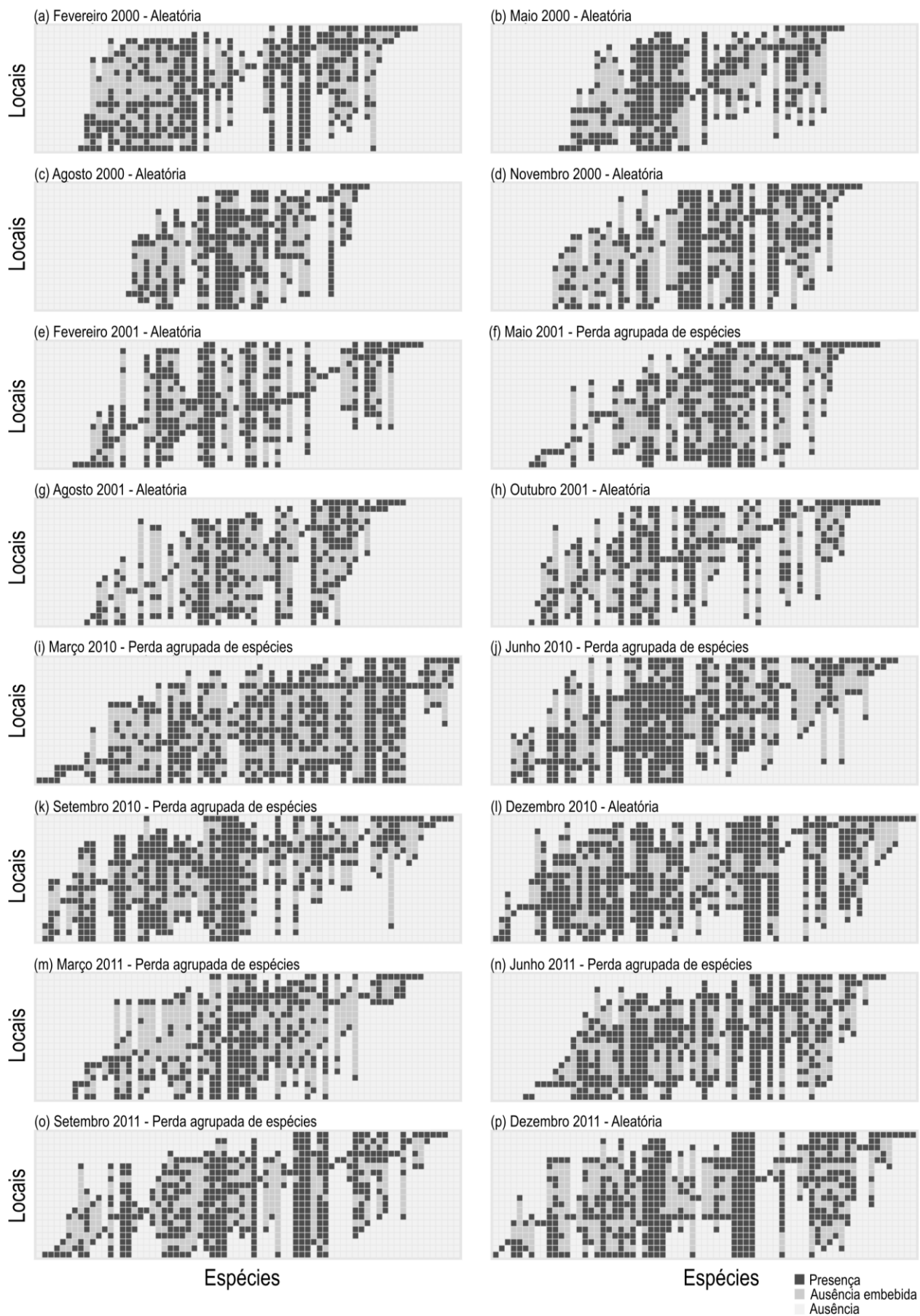


Fig. 2. Perfis de distribuição de assembleias de peixes ordenadas por meio de análise de correspondência. Foram coletadas amostras na planície de inundação do Alto Rio Paraná e inclui 20 corpos d'água pesquisados durante os anos 2000, 2001, 2010 e 2011.



Tabela 1. Resultados dos três elementos de metacomunidade (coerência, substituição de espécies e agrupamento de limites de distribuição das espécies) para avaliar a estrutura de metacomunidade nas assembleias de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. As amostras incluem 20 corpos d'água amostrados durante os anos 2000, 2001, 2010 e 2011. As abreviações referem-se a ausência embutida (AusEmb), número de substituições (substituição de espécies), índice de Morisita (Morisita), valores de P, média ( $\mu_{sim}$ ) e desvio padrão ( $\sigma_{sim}$ ) dos valores produzidos pelo modelo nulo. Negrito indica resultados significativos.

Parâmetros	Períodos amostrais																	
	2000 Fev	2000 Mai	2000 Ago	2000 Nov	2001 Fev	2001 Mai	2001 Ago	2001 Out	2010 Mar	2010 Jun	2010 Set	2010 Dec	2011 Mar	2011 Jun	2011 Set	2011 Dez		
Coerência	AusEmb	513	383	335	430	505	410	445	550	495	486	507	571	465	427	522	595	
	P	0.685	0.127	0.794	0.825	0.572	<b>0.001</b>	0.155	0.918	<b>0.000</b>	<b>0.013</b>	> <b>0.001</b>	0.372	<b>0.016</b>	<b>0.001</b>	<b>0.024</b>	0.262	
	$\mu_{sim}$	500.5	424.4	341.7	436.5	527.8	537.4	492.9	546.1	642.0	567.3	630.9	601.1	550.7	532.5	611.0	641.0	
	$\sigma_{sim}$	30.9	27.1	25.7	29.5	40.4	39.5	33.7	38.3	35.5	32.6	35.1	33.7	35.6	32.1	39.3	41.0	
Substituição	Substituição	8763	9605	5148	9020	8376	8768	10675	11937	13976	16544	20557	14224	11570	10979	15297	14579	
	P	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>
	$\mu_{sim}$	18834.3	12997.2	9157.1	14969.8	15110.0	15577.3	13914.1	15761.2	27817.3	24024.0	26310.7	29005.3	16660.6	20656.2	22519.4	24204.0	
	$\sigma_{sim}$	1056.5	749.9	607.8	940.6	911.0	882.9	746.1	823.4	1537.2	1387.3	1432.7	1582.8	939.1	1182.1	1311.0	1420.1	
Agrup. limites	Morisita	4.77	4.78	5.60	3.73	7.86	5.35	3.03	4.14	5.99	2.78	2.87	2.45	5.61	2.60	3.76	4.22	
	P	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>	> <b>0.001</b>
	gl	54	45	38	49	56	56	51	56	68	62	66	68	56	58	65	68	
Estrutura da metacomun.	Aleatória	Aleatória	Aleatória	Aleatória	Aleatória	Perda agrupada	Aleatória	Aleatória	Perda agrupada	Perda agrupada	Perda agrupada	Aleatória	Perda agrupada	Perda agrupada	Perda agrupada	Aleatória		

#### 4.4 DISCUSSÃO

Os padrões da estrutura da metacomunidade têm favorecido a compreensão da montagem da comunidade ao longo do tempo e do espaço (Presley et al., 2010; Leibold e Mikkelsen, 2002). As amostras utilizadas cobriram uma grande extensão espacial na planície de inundação do alto rio Paraná e capturaram variações sazonais curtas e mudanças de longo prazo da variação estrutural de metacomunidade nas assembleias de peixes. Os principais resultados indicam que a metacomunidade não apresentou padrões estruturados ao longo da variação sazonal durante 2000 e 2001, mas, de forma contrastante, a metacomunidade foi estruturada de acordo com a perda agrupada de espécies durante a maior parte de 2010 e 2011. Esses resultados indicam que os fatores que regulam a estrutura da metacomunidade tendem a ser fortemente intensificados ao longo do tempo. Além disso, a variação sazonal na estrutura da metacomunidade foi mais consistente no período de 2010 a 2011 do que no período de 2000 a 2001, com perda de espécies agrupadas durante a maior parte do ano e estrutura aleatória durante eventos de inundação. Isso sugere uma interação entre a intensificação de fatores estruturantes ao longo do tempo (à curto e longo prazo) produzindo padrões particulares de dinâmica na estrutura de metacomunidade.

A perda agrupada de espécies foi a única estrutura de metacomunidade não aleatória subjacente à assembleia de peixes. Essa estrutura já foi observada não só para outras assembleias de peixes (Fernandes et al. 2014), mas também para microcrustáceos de zonas húmidas (Gascón et al., 2016) e briófitas em córregos (Heino et al., 2015). Tal estrutura de metacomunidade pode surgir quando um grupo de espécies compartilha restrições e, assim, respondem de forma semelhante a um gradiente ambiental (Presley et al., 2010; Fernandes et al., 2014). Em resposta a intensificação de filtros ambientais, por exemplo, grupos inteiros de espécies podem ser filtrados, resultando na perda de conjuntos de espécies (Presley et al., 2010; Keddy, 1992). Nas assembleias de peixes, tais características podem estar relacionadas à muitos fatores, como, por

exemplo, resistência a condições de hipóxia. Condições de hipóxia comumente ocorrem em ecossistemas de planície de inundação e, enquanto algumas espécies apresentam adaptação morfológica ou fisiológica para resisti-las, outras são bastante sensíveis a essa condição (Winemiller, 1989). Desse modo, nas condições de hipóxia, grupos de espécies sensíveis podem ser filtrados, resultados nos padrões observados. Outros exemplos podem incluir susceptibilidade de classes de tamanho à predação, principalmente porque muitas espécies que são bastante pequenas (~ 5 cm) podem sofrer fortes pressões predatórias, enquanto espécies maiores não (Pelicice et al., 2015).

Além da perda agrupada de espécies, os principais resultados desse trabalho também indicaram estruturas aleatórias de metacomunidade. Se uma metacomunidade assume uma estrutura aleatória, isso não significa necessariamente que as espécies ocorrem aleatoriamente. Isso pode indicar também que as distribuições de espécies não são determinadas pelo mesmo gradiente ambiental (Dallas e Presley 2014, Leibold e Mikkelsen, 2002). Isso significa que diferentes fatores estruturais podem simultaneamente afetar espécies de diferentes maneiras, produzindo resultados complexos. Portanto, as estruturas aleatórias observadas durante 2000 podem indicar que as respostas das espécies aos gradientes ambientais foram independentes umas das outras (Leibold e Mikkelsen, 2002).

Contrastando resultados entre o período de 2000 a 2001 e o período de 2010 a 2011, foi possível notar que a estrutura da metacomunidade assume padrões bastantes diferentes em relação aos ciclos sazonais. Em contraste aos resultados observados nesse trabalho, estruturas de metacomunidade em assembleias de outros organismos demonstram-se bastante estáveis ao longo do tempo. Por exemplo, a estrutura de metacomunidade das assembleias de pássaros em áreas arborizadas, culturas e pastagens na França, além das de plantas vasculares em campos na Inglaterra, permaneceram como Clementsiana após períodos de 25 e 70 anos, respectivamente (Newton et al., 2012; Bonthoux e Balent 2015). As mudanças na estrutura de metacomunidade

observadas no presente estudo, no entanto, sugerem alteração nos mecanismos de estruturação subjacentes. A consistente perda agrupada de espécies durante 2010 indica intensificação da filtragem de grupos de espécies em uma determinada porção do gradiente ambiental. Essa diferença na estrutura de metacomunidade ao longo da década possivelmente se assemelha à grande dinâmica hidrológica observada nos ecossistemas da planície de inundação. Por exemplo, em 2001, a planície de inundação do alto rio Paraná sofreu uma seca notável que coincidiu com o período único de perda agrupada de espécies. Contrariamente, as mudanças na estrutura da metacomunidade durante o ano de 2010 coincidiram com grandes eventos de inundação.

Além disso, embora muitos ecossistemas apresentem variabilidade temporal devido à estocasticidade natural (Vanschoenwinkel et al., 2010), os impactos induzidos não devem ser ignorados como fonte de mudanças estruturais de metacomunidade (Erös et al., 2012). Dentro da bacia do rio Alto Paraná, por exemplo, o canal principal sofre impactos relacionados ao aumento constante na transparência da água devido ao represamento a montante, apesar de os afluentes não sofrerem. Essa maior transparência pode aumentar a predação sobre as espécies de peixes de tamanho pequeno e, em seguida, resultando na perda de espécies acumuladas observada no período de 2010 a 2011.

Outro padrão interessante dos resultados encontrados foi que, durante o ano de 2010, houve transição sazonal entre estruturas de metacomunidade na assembleia de peixes. Essa sazonalidade é paralela aos achados para outras assembleias de peixes. No Pantanal brasileiro, por exemplo, observou-se que a estrutura de metacomunidade na assembleia de peixes varia suavemente entre a perda de espécies agrupadas e a estrutura Clementsiana em um curto período de tempo (menor que um ano; Fernandes et al., 2014). Os resultados do presente estudo, em vez disso, evidenciaram uma transição consistente da perda agrupada de espécies para a estrutura aleatória durante o período de cheias, o que provavelmente é explicado por processos

relacionados à dinâmica de inundações sazonais nas planícies de inundação. Durante as secas, os ecossistemas locais são mais isolados, os fatores locais são mais propensos a estruturar metacomunidades e as interações das espécies são mais fortes (Junk et al., 1989; Thomaz et al 2007). Tais características podem intensificar a filtragem de espécies em alguns ecossistemas locais, o que pode levar a perda de grupos de espécies. Em contraste, durante as inundações, os ecossistemas locais se tornam mais conectados, a dispersão dos organismos é intensificada e os ecossistemas locais são homogeneizados em termos de organismos e fatores ambientais (Junk et al., 1989, Thomaz et al., 2007). Essa característica de homogeneização é bastante provável na explicação dos padrões de estrutura aleatória observados no presente trabalho.

Em resumo, os resultados encontrados nesse trabalho fortalecem resultados anteriores que demonstram que a variabilidade temporal pode levar mudanças na estrutura da metacomunidade. Diferentemente dos estudos anteriores, os resultados obtidos no presente estudo indicam que a estrutura de metacomunidade das assembleias de peixes é bastante consistente em curto prazo (variação sazonal), mas pode ser notavelmente diferente entre momentos separados por longos períodos. Após uma década, as mudanças na metacomunidade de uma estrutura consistentemente aleatória para uma estrutura consistente de perda agrupada de espécies indicam que a filtragem de espécies se fortaleceu entre as amostras de longo prazo. Tais aspectos podem se relacionar com a estocasticidade natural de mecanismos subjacentes ou mesmo relacionados a impactos crescentes causados por represas a montante em alguns compartimentos da planície de inundação (por exemplo, canal principal do rio). Além disso, durante os períodos em que prevalece a perda de espécies, as estruturas de metacomunidade aleatórias foram observadas de forma notável durante a época de inundação, apoiando a idéia de homogeneização causada pelo pulso de inundação, a qual conduz mudanças nas metacomunidades. Por fim, os resultados apresentados nesse estudo indicam que os protocolos baseados em padrões podem ser úteis para avaliar as mudanças na estrutura da metacomunidade

em curto e longo prazos. Dessa forma, é encorajada a aplicação desses protocolos para avaliar as duas escalas temporais, a fim de obter uma melhor compreensão sobre a dinâmica temporal nas metacomunidades.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A.; Gomes, L.C.; Veríssimo, S.; and 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.; Thomaz, S.M.; Minte-Vera, C.V.; and Winemiller, K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: Gopal, B.; and Junk, W.J. (eds) *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Netherlands: 89–118.
- Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M.; and Gomes, L.C. (2004a) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 4: 255–256.
- Agostinho, A.A.; Gomes, L.C.; Veríssimo, S.; and Okada, E.K. (2004c) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev. Fish Biol. Fish.* 14: 11–19.
- Agostinho, A.A.; Pelicice, F.M.; Petry, A.C.; Gomes, L.C.; and Júlio Jr, H.F. (2007a). Fish diversity in the upper Parana River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 10: 174–186.
- Agostinho, A.A.; Pelicice, F.M.; Petry, A.C.; Gomes, L.C.; Julio Jr, H.F. (2007) Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10: 174-186.
- Agostinho, A.A.; Thomaz S.M.; and Nakatani K. (2002) A planície de inundação da Alto Rio Paraná - Site 6. In: Seeliger U.; Cordazzo, C.; and Barbosa F.. *Os sites e o programa brasileiro de pesquisas ecológicas de longa duração*. pp. 101-124.
- Bayley, P.B.; and Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed) *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., Michigan: pp. 110-127.
- Bonthoux, S.; and Balent, G. (2015) Bird metacommunity processes remain constant after 25 years of landscape changes. *Ecological Complexity* 21: 39-43.

- Bonthoux, S.; and Balent, G. (2015) Bird metacommunity processes remain constant after 25 years of landscape changes. *Ecological Complexity* 21: 39-43.
- Clements, F.E. (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of ecology* 24: 252-284.
- Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters* 8: 1175-1182.
- Dallas, T. (2014). Metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography* 37: 402-405.
- Dallas, T.; and Presley, S.J. (2014) Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. *Oikos* 123: 866-874.
- Delariva, R.L.; and Agostinho A. A. (1994) Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Parana River floodplain. *Rev. UNIMAR* 16: 41–60.
- Diamond, J. (1975) Assembly of species communities. In: Cody, M.; and Diamond, J. (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp 342-344.
- Erős, T.; Sály, P.; Takács, P.; Higgins, C.L.; Bíró, P.; and Schmera, D. (2014) Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia* 722: 31-43.
- Erős, T.; Sály, P.; Takács, P.; Specziár, A.; and Bíró, P. (2012). Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization—stream fish in a human-modified landscape. *Freshwater Biology*, 57: 1914-1928.
- Fernandes, I.M.; Henriques-Silva, R.; Penha, J.; Zuanon, J.; and Peres-Neto, P.R. (2014). Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography* 37: 464-475.
- Gascón, S.; Arranz, I.; Cañedo-Argüelles, M.; Nebra, A.; Ruhí, A.; Rieradevall, M.; Caiola, N.; Sala, J.; Ibáñez, C.; Quintana, X.D.; and Boix, D. (2016) Environmental filtering determines metacommunity structure in wetland microcrustaceans. *Oecologia* 181: 193-205.
- Gomes, L.C.; et al. (2012) Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97–107.
- Graça, W.J.; and Pavanelli, C.S. (2007). Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. *EDUEM*, Maringá: 241 pp.
- Harrison, S.; and Cornell, H. (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology letters* 11: 969-979.
- Heino, J.; Nokela, T.; Soinen, J.; Tolkkinen, M.; Virtanen, L.; and Virtanen, R. (2015) Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60: 973-988.

- Hoagland, B.W.; and Collins, S.L. (1997) Gradient models, gradient analysis, and hierarchical structure in plant communities. *Oikos* 78: 23-30.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Lavergne, S.; Mouquet, N.; Thuiller, W.; and Ronce, O. (2010) Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 41: 321-350.
- Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; and Loreau, M. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters* 7: 601-613.
- Leibold, M.A.; Mikkelsen, G.M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97: 237-250.
- Logue, J.B.; Mouquet, N.; Peter, H.; Hillebrand, H.; and Metacommunity Working Group (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution* 26: 482-491.
- Lopes, T.M.; Cunha, E.R.; Silva, J.C.B.; Behrend, R.D.; and Gomes, L.C. (2015). Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 98: 1741-1755.
- Morisita, M. (1971) Composition of the I-index. *Res. Popul. Ecol.* 13: 1–27.
- Morisita, M. (1971) Composition of the I-index. *Researches on Population Ecology* 13: 1-27.
- Newton, A.C.; Walls, R.M.; Golicher, D.; Keith, S.A.; Diaz, A.; and Bullock, J.M. (2012). Structure, composition and dynamics of a calcareous grassland metacommunity over a 70-year interval. *Journal of Ecology* 100: 196-209.
- Orfeo, O.; and Stevaux, J. (2002). Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Parana River (Argentina and Brazil). *Geomorphology* 44: 309–322.
- Pelicice, F.M.; Latini, J.D.; and Agostinho, A.A. (2015) Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia*, 746: 271-283.
- Presley, S.J.; Higgins, C.L.; and Willig, M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119: 908-917.
- Roberto, M.C.; Santana, N.F.; and 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.
- Souza Filho, E.E.; Stevaux, J.C. (2004) Geomorphology of the Paraná River floodplain in the reach between the Pranapanema and Ivai Rivers. In: Agostinho, A.A.; Rodrigues, L.; Gomes, L.C.; Thomaz, S.M.; Miranda, L.E.. *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain LTER-site 6 (PELD sítio 6)*. Eduem, Maringá: 275p .
- Stevaux, J.C. (1994) The Upper paraná river (Brazil): Geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quat. Int.* 21: 143–161.



- Stevaux, J.C.; and Souza, I.A. (2004) Floodplain construction in an anastomosed river. *Quat. Int.* 114: 55–65.
- Thomaz S.M.; Roberto M.C.; and Bini L.M. (1997) Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, E.A.A.M., Agostinho, A.A.; and Hahn, N.S. (eds) *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. EDUEM, Maringá: 73–102.
- Thomaz, S.M.; Bini, L.M.; and Bozelli, R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Thomaz, S.M.; Pagioro, T.A.; Bini L.M.; Roberto, M.C.; and Rocha, R.R.A. (2004) Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; and Hahn, N.S. (eds) *The Upper Paraná River and Its Floodplain: physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 75–102.
- Ulrich, W.; Gotelli, N.J. (2007). Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology* 88: 1824-1831.
- Vanschoenwinkel, B.; Waterkeyn, A.; Jocqué, M.; Boven, L.; Seaman, M.; and Brendonck, L. (2010). Species sorting in space and time - the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 1267-1278.
- Winemiller, K.O. (1989) Development of dermal lip protuberances for aquatic surface respiration in South American characid fishes. *Copeia* 1989: 382-390.

## APÊNDICE

**Tabela S1.** Espécies de peixes registradas na planície de inundação do rio Paraná em 20 corpos d'água pesquisados durante os anos 2000 e 2001 (2000) e durante 2010 e 2011 (2010).

Familia	Especies	2000- 2001	2010- 2011
Characidae	<i>Astyanax aff. fasciatus</i> (Cuvier, 1829)	1	1
Parodontidae	<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner, 1879)	1	1
Characidae	<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	1	1
Cichlidae	<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	1	1
Apteronotidae	<i>Apteronotus ellisi</i> (Alonso de Arámburu 1957)	1	1
Auchenipteridae	<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)	0	1
Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	1	1
Auchenipteridae	<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes 1835	1	0
Characidae	<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda-Ribeiro, 1918)	1	1
Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> Menezes 1992	0	1
Characidae	<i>Astyanax schubarti</i> Britski 1964	1	0
Auchenipteridae	<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau, 1855	0	1
Bryconidae	<i>Brycon hilarii</i> (Valenciennes 1850)	0	1
Bryconidae	<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes, 1850)	1	1
Characidae	<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	1	1
Cichlidae	<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	1	1
Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus 1758)	0	1
Clariidae	<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell 1822)	0	1
Cichlidae	<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo & Britski, 1972	1	1
Cichlidae	<i>Cichla</i> sp.	0	1
Achiridae	<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther 1862)	1	1
Cichlidae	<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	1	1
Curimatidae	<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	1	1
Cichlidae	<i>Crenicichla niederleini</i> (Holmberg 1891)	1	1
Curimatidae	<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	1	0
Cichlidae	<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	1	1
Cichlidae	<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira, 2006	1	1
Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider 1801)	1	1
Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello, 1966	1	1
Sternopygidae	<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1836)	1	1
Cichlidae	<i>Geophagus cf. proximus</i> (Castelnau, 1855)	0	1
Gymnotidae	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes, 1836)	0	1
Characidae	<i>Galeocharax knerii</i> (Steindachner 1879)	1	1
Gymnotidae	<i>Gymnotus pantanal</i> Fernandes, Albert, Daniel-Silva, Lopes, Crampton & Almeida-Toledo 2005	0	1
Gymnotidae	<i>Gymnotus paraguensis</i> Albert & Cramptom, 2003	0	1
Gymnotidae	<i>Gymnotus sylvius</i> Albert & Fernandes-Matioli, 1999	1	1
Loricariidae	<i>Hypostomus aff. iheringi</i> (Regan, 1908)	0	1
Pimelodidae	<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz 1829	1	1
Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	1	1
Erythrinidae	<i>Hoplias</i> spp.	1	1
Hemiodontidae	<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	0	1
Pimelodidae	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	1	1
Erythrinidae	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	1	1

Loricariidae	<i>Hypostomus</i> spp.	1	1
Pimelodidae	<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	1	1
Anostomidae	<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	0	1
Anostomidae	<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	1	1
Anostomidae	<i>Leporinus lacustris</i> Campos, 1945	1	1
Anostomidae	<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988	1	1
Anostomidae	<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1836)	1	1
Anostomidae	<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner 1915	1	0
Loricariidae	<i>Loricaria</i> sp.	1	1
Callichthyidae	<i>Lepthoplosternum pectorale</i> (Boulenger 1895)	0	1
Loricariidae	<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	1	1
Loricariidae	<i>Loricariichthys rostratus</i> Reis & Pereira, 2000	1	1
Anostomidae	<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1858	0	1
Anostomidae	<i>Leporellus vittatus</i> Valenciennes, 1850	1	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i> Eigenmann, 1908	1	1
Characidae	<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela & Oliveira 2009	0	1
Serrasalminidae	<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	1	1
Loricariidae	<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters 1881)	1	1
Serrasalminidae	<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris 1900)	1	1
Doradidae	<i>Oxydoras eigenmanni</i> Boulenger, 1891	1	1
Loricariidae	<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg 1893)	1	1
Doradidae	<i>Platydoras armatulus</i> (Valenciennes 1840)	1	1
Heptapteridae	<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann, 1917	1	1
Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon</i> cf. <i>motoro</i> (Müller & Henle, 1841)	1	1
Pimelodidae	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz 1829)	1	1
Heptapteridae	<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	1	1
Doradidae	<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	1	1
Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	1	1
Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i> La Cepède, 1803	1	1
Serrasalminidae	<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	1	1
Pimelodidae	<i>Pimelodus mysteriosus</i> Azpelicueta 1998	0	1
Parodontidae	<i>Parodon tortuosus</i> Eigenmann & Norris 1900	1	1

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando os trabalhos desenvolvidos, foi possível explorar diversas facetas dos padrões emergentes de regras de montagem em comunidades de peixes em respostas à diferentes fatores como a complexidade estrutural do *habitat*, processos de invasão e sazonalidade. Tais resultados trazem *insights* a respeito dos mecanismos subjacentes do sistema investigado, abordagens de investigação e monitoramento de processo de invasão, além de variação temporal na montagem da comunidade (i.e., estrutura da meta comunidade).

Mais especificamente, em relação à complexidade de *habitat*, os resultados encontrados indicam que esse fator está relacionado com a variação de múltiplos componentes da diversidade e que pode ser um importante regulador da coexistência de espécies. Além disso, a interdependência dos padrões emergentes dos componentes  $\alpha$  e  $\beta$  da diversidade indicam que os mecanismos subjacentes são compartilhados e atuam em diferentes escalas para determinar a estrutura da comunidade.

No contexto da invasão de espécies, os resultados encontrados indicam que a invasão por um peixe predatório pode alterar as regras locais de montagem, produzindo mudanças características na estrutura emergente da comunidade. O padrão de aumento no aninhamento de espécies com o aumento na abundância do predador invasor indica efeitos restritivos direcionados à algumas espécies. Além disso, a abordagem proposta pode servir como protocolo para detectar mudanças nas regras locais de montagem relacionadas à adição de efeitos seletivos ou estocásticos sobre as assembleias residentes. Tal abordagem se torna útil em avaliações iniciais de processos de invasão e monitoramento áreas com alta possibilidade de que esses eventos aconteçam.

Por fim, em relação à variação temporal, os resultados encontrados indicam que a variabilidade sazonal possivelmente regula mudanças na estrutura da metacomunidade. As

mudanças estruturais da meta comunidade ao longo dos ciclos sazonais indicam alterações dos padrões estruturadores. Além disso, as mudanças estruturais encontradas em longo prazo indicam que potenciais efeitos de estocasticidade natural em relação aos mecanismos subjacentes, ou mesmo, associados ao impacto crescente causado por represamentos. Enfim, tais abordagens devem colaborar com a compreensão sobre a dinâmica temporal nas metacomunidades.