

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

FAGNER JUNIOR MACHADO DE OLIVEIRA

**Variáveis relacionadas com a distribuição regional, dominância e  
estruturação de comunidades de peixes em riachos**

Maringá  
2020

FAGNER JUNIOR MACHADO DE OLIVEIRA

**Variáveis relacionadas com a distribuição regional, dominância e  
estruturação de comunidades de peixes em riachos**

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

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Coorientador: Prof. Dr. Dilermando Pereira Lima Junior

Maringá  
2020

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

O48v Oliveira, Fagner Junior Machado de, 1992-  
Variáveis relacionadas com a distribuição regional, dominância e estruturação de comunidades de peixes em riachos / Fagner Junior Machado de Oliveira. -- Maringá, 2020.  
105 f. : il. (algumas color.).  
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.  
Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini.  
Coorientador: Prof. Dr. Dilermando Pereira Lima Junior.  
1. Peixes de riachos de cerrado - Comunidades, Ecologia de - Variáveis ambientais - Araguaia, Rio, Bacia - Mato Grosso - Goiás - Brasil. 2. Ecologia funcional - Escala espaço-temporal - Variáveis ambientais - Araguaia, Rio, Bacia - Mato Grosso - Goiás - Brasil. 3. Peixes de riachos de água doce - Diversidade funcional - Variáveis ambientais - Araguaia, Rio, Bacia - Mato Grosso - Goiás - Brasil. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. - 597.176409817

FAGNER JUNIOR MACHADO DE OLIVERIA

**Variáveis relacionadas com a distribuição regional, dominância e  
estruturação de comunidades de peixes em riachos**

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

COMISSÃO JULGADORA:

Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Universidade Federal de Goiás (UFG) (Presidente)

Dr.<sup>a</sup> Anielly Galego de Oliveira

Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda PEA/UEM)

Dr.<sup>a</sup> Danielle Katharine Petsch

Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda PEA/UEM)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Priscilla de Carvalho  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Prof. Dr. Renato Bolson Dala Corte  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Dr.<sup>a</sup> Rosemara Fugi (Suplente)  
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr. Jean Carlo Gonçalves Ortega (Suplente)  
Universidade Federal do Acre (UFAC)

Aprovada em: 26 de março de 2020.

Local de defesa: Instituto de Ciências Biológicas (ICB1, Sala 106), *Campus* Samambaia da Universidade Federal de Goiás.

## AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) pelo suporte durante o curso de doutorado.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pela bolsa concedida.

Ao Prof. Dr. Luis Mauricio Bini pela orientação, amizade e parceria para o meu aperfeiçoamento. Ao Prof. Dr. Dilermando Pereira Lima Junior pela coorientação, amizade, e pelo voto de confiança ao ceder os recursos de projetos para o desenvolvimento de projetos e construção dessa tese. Muito obrigado a vocês!!!

Agradeço aos meus amigos do LECEA (Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Aquáticos Aquática – Universidade Federal do Mato Grosso) pelo apoio nas atividades de campo e pelos momentos de diversões. Em especial, a Dilermando, a Rosângela Gama e a Luciano Lima. Sou muito grato a vocês por tudo!!!

Ao meu amigo Luciano Lima, por encerrar os projetos de pesquisa com ânimo e dedicação. Por ir aos confins de cada rede de drenagem atrás de riachos e peixes para coletar. Quais muitas aventuras e histórias compartilhadas temos a contar. Muito obrigado a você meu amigo!!!

Agradeço a meus amigos LEA (Laboratório de Ecologia Aquática – Universidade Federal de Goiás), por compartilhar o espaço, o conhecimento e alegria de vocês. Muito obrigado!!!

Agradeço Laboratório de Peixes (Universidade Estadual de Maringá) pela recepção e acolhimento em suas dependências durante minhas estadias na cidade de Maringá. Em especial aos veteranos (após 2016), a Rafaela Granzotti (atualmente membro do LEA), a Carolina Mendes (Carol), Natália Lacerda, Amanda Cantarute, Matheus Baumgarther, Maria Júlia (Maju) e a João Latini. Muito obrigado por tudo!!!

Agradeço aqueles que aceitaram dividir e abriram a porta de seus lares a mim durante esses quatro anos. Agradeço a Gisele Moreira e a Luciano Lima (Goiânia), a Ana Clara e Daielle Carrijo (Mato Grosso), Carolina Mendes, Natália Lacerda e Anielly Galego (Maringá).

Agradeço a todos aqueles que compõem a Pós-Graduação de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) por todo apoio e disposição quando necessário.

Para todo fim existe um começo! Para meu começo como ecólogo e na pós-graduação, em especial, meus agradecimentos a Prof<sup>a</sup>. Dr.<sup>a</sup> Jane Lima, a Prof. Dr. Fabrício Teresa e Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Luciana Ondeí. Muito obrigado a vocês!!!

À minha família pelo carinho e apoio em todo momento de minha vida. Ao meus pais (Raimundo Oliveira e Geni Machado), aos meus irmãos (Douglas Roger Oliveira, Geovanna Oliveira e Israel Santiago) e a Tia Osmira Oliveira. Para mim vocês são tudo e um pouco mais!!!

À todos meus queridos amigos pelo apoio e alegrias que me proporcionam até hoje e sempre.

Aos proprietários e funcionários de todas as propriedades rurais que sempre atenderam a nós (equipe de campo) com cortesia em suas dependências.

Aos membros da banca por aceitar o convite e pelas contribuições para melhoria do trabalho.

À todos aqueles que contribuíram com desenvolvimento deste trabalho.

Este estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Mato Grosso (FAPEMAT) pelo Projeto Veredas (227925/2015).

Muito obrigado!!!!

*“No man ever steps in the same river twice,  
for it’s not the same river and he’s not the  
same man – Heraclitus”*

## Variáveis relacionadas com a distribuição regional, dominância e estruturação de comunidades de peixes em riachos

### RESUMO

Diversos processos ecológicos, tais como efeito resgate, filtragem ambiental, similaridade limitante e dispersão atuam na estruturação das comunidades. Esses processos, relacionados às teorias de metapopulação e metacomunidades, direcionaram este estudo. Para tanto, dados de comunidades de peixes em riachos do Alto da bacia do rio Araguaia (estados do Mato Grosso e Goiás, Brasil) foram utilizados. Foi observado que a distribuição regional das espécies de peixes em função de atributos do nicho (posição e amplitude), tamanho do corpo, posição trófica e capacidade natatória. Observou-se que apenas a abundância média, a posição de nicho e a amplitude de nicho predizem a distribuição regional das espécies. Em conjunto, esses resultados indicam a importância da dinâmica metapopulacional e de processos baseados no nicho para explicar a distribuição regional das espécies de peixes de riachos do Cerrado. Em outro momento, foi testado se a abundância de espécies subordinadas (i.e., quaisquer espécies que não são dominantes numa comunidade local) estava correlacionada com a distância funcional entre espécies dominantes e subordinadas. Nos resultados, encontrou-se uma relação negativa entre essas quantidades e que as espécies subordinadas apresentavam maiores tamanhos corpóreos em comparação com as espécies dominantes nas comunidades locais. Esses resultados mostram que a filtragem de espécies é mais importante que a competição interespecífica para explicar a distribuição da abundância entre as espécies. Neste estudo, foi analisada a importância relativa de variáveis ambientais locais, da paisagem e espaciais na estruturação de comunidades de peixes de riachos de veredas (pequenas áreas úmidas do Cerrado). As variáveis ambientais locais, após controlar o efeito do espaço, foram claramente mais importantes que aquelas obtidas na escala da paisagem. Diante das observações, conclui-se que a obtenção de dados de paisagem, em estudos que buscam variáveis ambientais relacionadas com a estruturação de comunidades locais, não deve ocorrer em detrimento da obtenção de variáveis locais (principalmente aquelas relacionadas com a estruturação dos *habitats*). Os resultados das três investigações deste estudo mostram o papel preponderante de filtros ambientais locais na estruturação das comunidades de peixes em riachos do Cerrado. Espécies de peixes com maiores amplitudes de nicho tendem a apresentar maiores distribuições regionais e espécies com menores tamanhos corpóreos tendem a ser localmente dominantes.

**Palavras-chave:** Filtragem ambiental. Abundância. Nicho. Paisagem. Dispersão.



## **Correlates of regional distribution, dominance and fish community structure in streams**

### ***ABSTRACT***

Different ecological processes (e.g., rescue effect, environmental filtering, limiting similarity and dispersal) shape the structure of ecological communities. These processes, which are related to the theories of metapopulation and metacommunities, guided this study. For this purpose, data from fish communities in streams in the Upper Araguaia river basin (Mato Grosso and the Goiás States, Brazil) were used. It was observed that the regional distribution of fish species was modelled according to niche attributes (position and breadth), body size, trophic position, and swimming capacity. The results indicated that average abundance, niche position and niche amplitude predict the regional distribution of the species. Taken together, these results suggest the importance of metapopulation dynamics and niche-based processes explaining the regional distribution of species in the studied system. At another time, it was tested whether the abundance of subordinate species (i.e., any species that are not dominant in a local community) was correlated with the functional distance between dominant and subordinate species. In the results, a negative relationship between these quantities and that the subordinate species had larger body sizes compared to the dominant species in the local communities. These results also suggest that species filtering is more important than the interspecific competition to explain the patterns of species abundance distribution. In this study, was analyzed the relative importance of local environmental, landscape and spatial variables in structuring fish communities in streams of “veredas” (small wetlands in the Cerrado). The local environmental variables, after controlling the effect of space, were clearly more important than those obtained at the landscape scale. In view of the observations, it is concluded that the use of landscape data, in studies seeking environmental correlates of local community structure, should not occur at the expense of obtaining local variables (mainly those related to the habitat structure). The results of the three investigations in this study shown the predominant role of local environmental filters in the structuring of the fish communities analyzed. Species with high niche amplitude tend to have wide regional distributions and small-bodied ones tend to be locally dominant.

***Keywords:*** Environmental filtering. Abundance. Niche. Landscapes. Dispersal.

Tese elaborada e formatada conforme as normas de publicações científicas: *Freshwater Biology*, *Oecologia* e *Wetlands*, respectivamente.

Disponíveis em:

<<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652427/homepage/forauthors.html>>;

<<https://www.springer.com/journal/442/submission-guidelines#Instructions%20for%20authors>>;

<<https://www.springer.com/journal/13157/submission-guidelines#Instructions%20for%20Authors>>

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>13</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>13</b>
<b>2 A DISTRIBUIÇÃO REGIONAL DE PEIXES EM RIACHOS É PREDITA PELA ABUNDÂNCIA, AMPLITUDE E POSIÇÃO DO NICHOS.....</b>	<b>18</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>18</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>19</b>
<b>2.1 Introdução .....</b>	<b>20</b>
<b>2.2 Material e métodos.....</b>	<b>23</b>
2.2.1 Área de estudo .....	23
2.2.2 Coletas de peixes .....	24
2.2.3 Capacidade natatória.....	25
2.2.4 Nível trófico.....	26
2.2.5 Amplitude e posição de nicho .....	27
2.2.5.1 <i>Dados ambientais para calcular o nicho</i> .....	27
2.2.5.1 <i>Outlying Mean Index</i> .....	28
2.2.6 Análise de beta regressão.....	28
<b>2.3 Resultados.....</b>	<b>29</b>
2.3.1 Estrutura da comunidade e a relação abundância-distribuição regional.....	29
<b>2.4 Discussão.....</b>	<b>34</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>38</b>
<b>3 A DIFERENÇA DE TAMANHO CORPORAL ENTRE ESPÉCIES DE PEIXES DOMINANTES E SUBORDINADAS EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA .....</b>	<b>46</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>47</b>
<b>3.1 Introdução .....</b>	<b>48</b>
<b>3.2 Material e métodos.....</b>	<b>50</b>
3.2.1 Área de estudo .....	50
3.2.2 Coletas de peixes .....	51
3.2.3 Análises .....	52
<b>3.3 Resultados.....</b>	<b>54</b>
<b>3.4 Discussão.....</b>	<b>60</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>63</b>
<b>4 É PRECISO “SAIR DA ÁGUA” PARA ENTENDER AS COMUNIDADES AQUÁTICAS? A IMPORTÂNCIA RELATIVA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES ESCALAS SOBRE A ESTRUTURA DE PEIXES DE RIACHOS.....</b>	<b>68</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>68</b>

<b>ABSTRACT</b> .....	69
<b>4.1 Introdução</b> .....	70
<b>4.2 Material e métodos</b> .....	73
4.2.1 Área de estudo .....	73
4.2.2 Amostragem dos peixes .....	74
4.2.3 Dados ambientais locais.....	75
4.2.4 Dados da paisagem .....	76
4.2.5 Variáveis espaciais.....	76
4.2.6 Análises estatísticas .....	76
<b>4.3 Resultados</b> .....	77
4.3.1 Variáveis ambientais e da paisagem.....	77
4.3.2 Estrutura das comunidades de peixes e partição da variância .....	80
<b>4.4 Discussão</b> .....	81
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	85
<b>5 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	94
<b>APÊNDICE A</b> - Descrição das características morfológicas dos peixes de acordo com a sua especialidade em natação. As descrições mais detalhadas sobre os tipos de natação e características de cada especialidade podem ser encontradas em Webb & Smith (1980), Webb (1984), Breda et al. (2005). Características morfológicas das espécies podem ser acessadas em Venere & Garutti (2011) e no FishBase (Froese & Pauly, 2019).....	95
<b>APÊNDICE B</b> - Estrutura taxonômica, distribuição regional e abundância total dos peixes dos riachos ( $n = 73$ ) do alto da bacia do rio Araguaia e do Rio das Mortes coletados entre os anos de 2014 e 2017.....	97
<b>APÊNDICE C</b> - Estatística descritiva das variáveis ambientais e de paisagem para riachos.....	102
<b>APÊNDICE D</b> - Abundância das ordens, famílias e espécies de peixes coletados em riachos de veredas na bacia do rio Araguaia entre os anos de 2016 e 2017.....	103

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Por décadas e em diversas partes do mundo, os riachos têm sido objetos de estudos de ecólogos que buscam entender as formas de vidas nestes sistemas (Hynes 1970, 1975; Gordon et al. 1993; Matthews 1998; Dudgeon 2008). Em geral, os “ecologistas de riachos” querem responder as seguintes perguntas: “Quais são as espécies que vivem aqui?”; “Como elas chegaram aqui?”; “Por que algumas espécies ocorrem nesse riacho e em outros não?”, “Qual é a riqueza e a abundância local?”; “Por que essa espécie é mais abundante do que as outras?”; “Quais são os fatores locais, regionais e espaciais que são determinantes na estrutura das comunidades locais?”; “As características das espécies explicam suas ocorrências e abundâncias. Estudos que buscaram respostas para essas perguntas foram desenvolvidos em diferentes partes do mundo e utilizaram diferentes grupos de organismos, como insetos aquáticos (Heino & Grönroos 2013; Tonkin et al. 2017), algas (Göthe et al. 2013), zooplâncton (Pinese et al. 2015); peixes (Angermeier & Schlosser 1989; Osborne & Wiley 1992; Nakagawa 2014; Zbinden and Matthews 2017). No entanto, ainda há muito para ser investigado, principalmente, se pensarmos em lacunas geográficas (i.e., ausência de estudo em uma determinada área) e abordagens de estudos (i.e., testes ou aplicações de teorias ecológicas nos estudos).

A diversidade de *habitats* em riachos é impressionante. Em poucos metros podemos notar a presença de corredeiras, poções e vários tipos de substratos (Allan & Castillo, 2007; Lewis, 2008). No início da drenagem os riachos são pequenos cursos de água, mas suas dimensões (largura e profundidade) aumentam com a redução da altitude (i.e., direção montante a jusante) ao longo do gradiente longitudinal da bacia hidrográfica (Strahler 1957; Vannote et al. 1980). Ao longo desse gradiente, a variação limnológica (e.g., temperatura, oxigênio diluído e pH) também é elevada. Riachos

formam complexas redes dendríticas (Altermatt 2013) e apresentam, dependendo da posição nessas redes, diferentes níveis de conectividade (Poole 2002; Allan 2004; Uriarte et al. 2011; Perkin et al. 2015). Essas variações que ocorrem em diferentes escalas representam fortes filtros ambientais que, em conjunto com fatores que modulam a dispersão (como a estrutura das redes dendríticas e habilidade de dispersão das espécies), estruturam as comunidades locais (Matthews 1998; Jackson et al. 2001; Hoeninghaus et al. 2007; Sály et al. 2011; Teresa & Casatti 2012; Schmera et al. 2013). Em suma, o conjunto de fatores ambientais e espaciais geram mecanismos ecológicos (bióticos e abióticos) controlam as ocorrências e as abundâncias das espécies locais em sistemas de redes de riachos.

Aproximadamente 5.160 espécies de peixes foram descritas em águas continentais Neotropicais e estimativas sugerem que a riqueza total poder chegar até 9.000 espécies (Winemiller et al. 2008; Reis et al. 2016). As riquezas locais por riacho podem variar de uma a mais de 80 espécies de peixes (Matthews 1998; Melo et al. 2004; Winemiller et al. 2008). Para o bioma Cerrado (savana tropical brasileira), cerca de 1.200 espécies de peixes já foram registradas (Klink and Machado 2005). As comunidades de peixes de riachos, além da elevada diversidade taxonômica, apresentam elevada diversidade funcional (Castro 1999; Toussaint et al. 2016; Bower and Winemiller 2019). Em geral, as características desses sistemas de riachos (elevada heterogeneidade ambiental, variação da conectividade entre os *habitats* e elevada biodiversidade) são ideais para estudos sobre ecologia de metapopulações e metacomunidades. Mudanças nas dinâmicas das estruturas das metapopulações e metacomunidades são observadas em decorrer de variações ambientais locais, regionais e espaciais.

No primeiro artigo, é utilizada uma abordagem macroecológica para avaliar a importância relativa de atributos espécie-específicos para prever a distribuição regional de peixes em riachos. No segundo artigo, foi revisado um dos temas mais recorrentes em ecologia de comunidades, que é o controle da abundância relativa das espécies em comunidades locais, para testar se as montagens dessas comunidades seriam explicadas por processos de filtragem ambiental ou por interações competitivas. No terceiro artigo, foram investigadas evidências empíricas para a ideia de que variáveis obtidas na escala da paisagem seriam relevantes, tal como observado para variáveis locais e regionais, para a estruturação de comunidades locais de peixes em riachos de vereda. Veredas é uma fitofisionomia savânica do bioma Cerrado com afloramentos do lençol freático. A paisagem das veredas é caracterizada pela dominância de gramíneas (por exemplo, Poaceae), arbustos esparsos e a presença de buritis ao longo dos canais dos riachos (*Mauritia flexuosa* L. f.) (Ribeiro and Walter 2008). Para tanto, foram utilizados dados de comunidades de peixes em riachos de baixas ordens (1ª a 4ª de acordo com a classificação de Strahler; 1957) localizados no Alto da Bacia do rio Araguaia que drenam no bioma Cerrado.

## REFERÊNCIAS

- Allan JD (2004) Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:257–284. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122
- Allan JD, Castillo MM (2007) Stream ecology: Structure and function of running waters. Springer Netherlands, Dordrecht
- Altermatt F (2013) Diversity in riverine metacommunities: A network perspective.

- Aquat Ecol 47:365–377. doi: 10.1007/s10452-013-9450-3
- Angermeier PL, Schlosser IJ (1989) Species-Area Relationship for Stream Fishes. *Ecology* 70:1450. doi: 10.2307/1938204
- Bower LM, Winemiller KO (2019) Fish assemblage convergence along stream environmental gradients: an intercontinental analysis. *Ecography (Cop)* 42:1691–1702. doi: 10.1111/ecog.04690
- Castro RMC (1999) Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos; padrões gerais e possíveis processos causais. In: Caramaschi EP, Mazzoni R, Peres-Neto PR (eds) *Ecologia de Peixes de Riachos*, 6th edn. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, Brasil, pp 139–155
- Dudgeon D (ed) (2008) *Tropical Stream Ecology*. Elsevier
- Gordon ND, MacMahon TA, Finlayson BL, et al (1993) *Stream Hydrology: An Introduction for Ecologists*. John Wiley & Sons
- Göthe E, Angeler DG, Sandin L (2013) Metacommunity structure in a small boreal stream network. *J Anim Ecol* 82:449–458. doi: 10.1111/1365-2656.12004
- Heino J, Grönroos M (2013) Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities? *Ecography (Cop)* 36:926–936. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.00057.x
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: Inferences based on taxonomic vs. functional groups. *J Biogeogr* 34:324–338. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01587.x
- Hynes HBN (1970) *The ecology of Running Waters*. University of Toronto Press, Toronto
- Hynes HBN (1975) *The stream and its valley*. Verhandlungen der Int Vereinigung für



- Theor und Angew Limnol 19:1–15. doi: 10.1080/03680770.1974.11896033
- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can J Fish Aquat Sci* 58:157–170. doi: 10.1139/f00-239
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv Biol* 19:707–713. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x
- Lewis WM (2008) Physical and Chemical Features of Tropical Flowing Waters. In: Dudgeon D (ed) *Tropical Stream Ecology*, 5th edn. Elsevier, Londres, pp 1–21
- Matthews WJ (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Springer US, Boston, MA
- Melo CE de, Machado F de A, Pinto-Silva V (2004) Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. *Neotrop Ichthyol* 2:37–44. doi: 10.1590/S1679-62252004000100006
- Nakagawa H (2014) Contribution of environmental and spatial factors to the structure of stream fish assemblages at different spatial scales. *Ecol Freshw Fish* 23:208–223. doi: 10.1111/eff.12070
- Osborne LL, Wiley MJ (1992) Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Can J Fish Aquat Sci* 49:671–681. doi: 10.1139/f92-076
- Perkin JS, Gido KB, Cooper AR, et al (2015) Fragmentation and dewatering transform Great Plains stream fish communities. *Ecol Monogr* 85:73–92. doi: 10.1890/14-0121.1
- Pinese OP, Pinese JF, Del Claro K (2015) Structure and biodiversity of zooplankton communities in freshwater habitats of a Vereda Wetland Region, Minas Gerais, Brazil. *Acta Limnol Bras* 27:275–288. doi: 10.1590/S2179-975X0415
- Poole GC (2002) Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river

- discontinuum. *Freshw Biol* 47:641–660. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00922.x
- Reis RE, Albert JS, Di Dario F, et al (2016) Fish biodiversity and conservation in South America. *J Fish Biol* 89:12–47. doi: 10.1111/jfb.13016
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, Brasília - DF, pp 151–212
- Sály P, Takács P, Kiss I, et al (2011) The relative influence of spatial context and catchment- and site-scale environmental factors on stream fish assemblages in a human-modified landscape. *Ecol Freshw Fish* 20:251–262. doi: 10.1111/j.1600-0633.2011.00490.x
- Schmera D, Erős T, Heino J (2013) Habitat filtering determines spatial variation of macroinvertebrate community traits in northern headwater streams. *Community Ecol* 14:77–88. doi: 10.1556/ComEc.14.2013.1.9
- Strahler AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans Am Geophys Union* 38:913. doi: 10.1029/TR038i006p00913
- Teresa FB, Casatti L (2012) Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecol Freshw Fish* 21:433–442. doi: 10.1111/j.1600-0633.2012.00562.x
- Tonkin JD, Tachamo Shah RD, Shah DN, et al (2017) Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *J Biogeogr* 44:62–74. doi: 10.1111/jbi.12895
- Toussaint A, Charpin N, Brosse S, Villeger S (2016) Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci Rep* 6:1–9. doi: 10.1038/srep22125
- Uriarte M, Yackulic CB, Lim Y, Arce-Nazario JA (2011) Influence of land use on water

quality in a tropical landscape: a multi-scale analysis. *Landsc Ecol* 26:1151–1164.

doi: 10.1007/s10980-011-9642-y

Vannote RL, Minshall WG, Cummins KW, et al (1980) The river continuum concept.

*Can J Fish Aquat Sci* 37:130–137

Winemiller KO, Agostinho AA, Caramaschi ÉP (2008) Fish ecology in tropical

streams. In: Dudgeon D (ed) *Tropical Streams Ecology*, 1st edn. Academic Press,

California, pp 107–140

Zbinden ZD, Matthews WJ (2017) Beta diversity of stream fish assemblages:

partitioning variation between spatial and environmental factors. *Freshw Biol*

62:1460–1471. doi: 10.1111/fwb.12960

## 2 A DISTRIBUIÇÃO REGIONAL DE PEIXES EM RIACHOS É PREDITA PELA ABUNDÂNCIA, AMPLITUDE E POSIÇÃO DO NICHOS

### RESUMO

A relação positiva entre a distribuição regional (número de locais onde uma espécie está presente) e a abundância média (número de indivíduos dividido pelo número de locais ocupados) de diferentes grupos de organismos tem sido reportada em diversos estudos. Processos baseados na dinâmica metapopulacional (e.g., efeito resgate e redução da probabilidade de extinção local com o aumento do tamanho populacional) podem explicar por que a relação entre distribuição regional e abundância é ubíqua. No entanto, a elevada variação residual da distribuição regional, não explicada pela abundância, sugere que outros processos atuam simultaneamente. Dentre esses, aqueles baseados na teoria do nicho têm sido frequentemente investigados para entender a distribuição regional das espécies. Ademais, alguns estudos investigam se atributos, supostamente relacionados com a capacidade de dispersão das espécies, determinam a distribuição regional. Neste estudo foi testado se um conjunto de variáveis explanatórias (abundância média, amplitude de nicho, posição de nicho, tamanho do corpo, capacidade natatória e nível trófico) estava relacionado com as distribuições regionais de 142 espécies de peixes em riachos. Foi investigada a distribuição regional de espécies em 73 riachos localizados na bacia do rio Araguaia e Rio das Mortes, Estado do Mato Grosso, Brasil. As coletas dos peixes foram realizadas em trechos de 50 metros dos riachos entre os anos de 2014 e 2017. A capacidade natatória foi indicada por quatro categorias ordinais baseadas nas características morfológicas das espécies. Os valores de nível trófico foram obtidos no banco de dados *Fishbase*. Os valores de amplitude e posição de nicho foram obtidos utilizando uma técnica de ordenação aplicada aos dados de abundância e ambientais. As relações entre a distribuição regional (variável resposta), e as variáveis explanatórias foram testadas com um modelo de regressão beta. As principais variáveis relacionadas com a distribuição regional das espécies de peixes foram abundância média local, amplitude e posição de nicho. Em geral, espécies com maiores distribuições regionais foram as mais abundantes, com maiores amplitudes de nicho e que ocorreram em habitats mais comuns (menor posição do nicho). De modo tal, conclui com esses resultados que a distribuição de peixes nos riachos investigados é determinada por processos metapopulacionais e mecanismos baseados nos nichos das espécies.

**Palavras-chave:** Dinâmica de população. Distribuição de espécies. Dispersão. Ictiofauna.

## ***ABSTRACT***

Several studies, in different types of environments and for different groups of organisms, have found positive relationships between regional distribution (number of sites where a species is present) and average abundance (the number of individuals divided by the number of occupied sites). Metapopulation processes (e.g., rescue effect and reduced probability of local extinction with increasing population size) may explain why the relationship between regional distribution and abundance is ubiquitous. However, the high residual variation of the regional distribution, not explained by abundance, suggests that other processes act simultaneously. Among these, those based on niche theory have often been investigated to understand the regional distribution of species. In addition, some studies investigate whether traits, theoretically related to the species' dispersal capacity, are related to the regional distribution. In this study, was tested whether a set of explanatory variables (abundance, niche amplitude, niche position, body size, swimming capacity and trophic level) was related to the regional distribution of fish species in streams. The regional distribution of species was investigated in 73 streams located in the Araguaia and Rio das Mortes basins, State of Mato Grosso, Brazil. Samplings were carried out in 50 m-stream reaches between 2014 and 2017. The swimming capacity was proxied by four ordinal categories based on the morphological characteristics of the species. The trophic level data were obtained from the Fishbase database. The amplitude and niche position values were obtained using an ordination technique applied to abundance and environmental data. The relationships between regional distribution, response variable, and explanatory variables were tested using a beta regression model. The main variables related to the regional distribution of fish species were local mean abundance, niche breadth and niche position. In general, species with greater regional distributions were the most abundant, with the greatest niche amplitudes and that occurred in more common habitats (lower niche position). Thus, it concludes that the distribution of fish in the streams in the investigated is determined by metapopulation processes and niche-based processes.

***Keywords:*** Population dynamics. Distribution. Dispersal. Niche. Lotic.

## 2.1 Introdução

Desde os primórdios dos estudos ecológicos e biogeográficos, a comunidade científica busca compreender os mecanismos que predizem o preenchimento do espaço pelos organismos (Gaston & Lawton, 1990; Holt *et al.*, 2002; Steenweg *et al.*, 2018). Hanski (1982) e Brown (1984) foram os primeiros a verificar que a abundância local de uma espécie prediz a sua distribuição regional. Assim, com o aumento da abundância média local da espécie é esperado o aumento do número de locais ocupados pela mesma em uma região (Gaston, Blackburn & Lawton, 1997; Freckleton *et al.*, 2005). A relação abundância-distribuição regional tem sido um dos padrões mais estudados pela macroecologia e observada em diferentes grupos taxonômicos, escalas biogeográficas e tipos de ecossistemas (Blackburn, Cassey & Gaston, 2006; Buckley & Freckleton, 2010; Vilmi *et al.*, 2019).

Embora a relação positiva entre a abundância e a distribuição regional das espécies seja um padrão recorrente, a presença de uma espécie em um local é mediada por múltiplos processos associados a dispersão e aos *habitats* (Brown & Maurer, 1989; Gaston & Lawton, 1990; Jackson *et al.*, 2001). Considerando os conceitos de metapopulações e metacomunidades (Holyoak *et al.*, 2005; Freckleton, Noble & Webb, 2006), a distribuição dos indivíduos sobre o espaço depende das suas habilidades de dispersão e de seus requerimentos ecológicos. Assim, a distribuição regional das espécies é determinada pelos mecanismos que limitam seus movimentos entre locais e pelos filtros ambientais. Nesse contexto, avanços no conhecimento sobre os mecanismos subjacentes à relação abundância-distribuição regional foram alcançados testando se o nicho, o tamanho corporal ou características tróficas das espécies também prediziam o número de locais ocupados pelas espécies (Brown & Maurer, 1989;

Thuiller, Lavorel & Araujo, 2005; White *et al.*, 2007; Siqueira *et al.*, 2009). Por exemplo, a amplitude do nicho (AN) mede o quanto do volume total do nicho é preenchido por uma espécie e a posição do nicho (PN) indica qual é o ponto do espaço multidimensional do nicho que ela ocupa (Dolédec *et al.*, 2000). Usando essas métricas (AN e PN), diferentes estudos observaram que espécies com maiores valores de amplitude e baixos valores de posição de nicho (i.e., menor distância para distância para o centroíde do volume multidimensional do nicho total) apresentaram maiores abundâncias e ocuparam mais locais (Siqueira *et al.* 2009; Rocha *et al.*, 2018; Vilmi *et al.*, 2019). Métricas associadas ao uso de recursos alimentares e a relações tróficas também são boas preditoras das abundâncias locais das espécies (Leibold, 1996; Cohen, Jonsson & Carpenter, 2003; Faulks *et al.*, 2015). Em geral, espécies generalistas (i.e., com uma dieta diversificada) são capazes de tolerar ambientes com baixa disponibilidade de recursos ou muito competitivos, favorecendo a ocupação de novos *habitats* (Brown, 1984; Siqueira *et al.*, 2012).

O tamanho do corpo das espécies também é uma importante variável correlacionada com a distribuição das populações em diferentes ecossistemas (Holt *et al.*, 2002; Freckleton *et al.*, 2005; Carvajal-Quintero *et al.*, 2019). O tamanho do corpo pode estar positivamente relacionado com a capacidade de dispersão (Tales, Keith & Oberdorff, 2004; Freckleton *et al.*, 2005) e, portanto, espécies com maiores tamanhos corporais poderiam chegar a mais locais, aumentando a distribuição regional (Lamouroux *et al.*, 2002; Patrick *et al.*, 2014). Por outro lado, espécies que possuem grandes corpos tendem a ter baixas abundâncias (White *et al.*, 2007; De Bie *et al.*, 2012). Em geral, espécies com atributos morfológicos que favorecem a locomoção entre os *habitats* ou que facilitem a transposição de barreiras são melhores dispersoras e tendem a apresentar maior distribuição regional (Gaston & Blackburn, 2003; Shurin,

Cottenie & Hillebrand, 2009; Valente-Neto *et al.*, 2018). Por exemplo, espécies aquáticas com maiores capacidades natatórias e corpos hidrodinâmicos poderiam ter maiores distribuições regionais porque apresentam maiores chances de transpor trechos com barreiras (físicas ou ambientais; Webb, 1984; Lamouroux *et al.*, 2002; Lester *et al.*, 2007). O nível trófico é outro atributo que pode estar relacionado com a distribuição regional (White *et al.*, 2007; Faulks *et al.*, 2015). Linder *et al.* (2000) postularam que *“À medida que a energia flui através de um sistema (por exemplo, pirâmide de energia), a maioria é perdida, deixando menos disponível para as espécies que ocupam níveis tróficos mais altos. Conclui-se que a estrutura do alcance geográfico deve variar com o nível trófico. Especificamente, espécies em níveis tróficos progressivamente mais altos devem ser menos abundantes, enquanto suas distribuições se tornam mais fragmentadas, refletindo a distribuição descontínua de recursos”*.

Mesmo após diversos estudos que investigaram quais são os fatores que explicam a distribuição dos organismos aquáticos, muitas questões permanecem sobre quais mecanismos determinam a distribuição regional das populações de peixes em riachos tropicais. Os riachos são sistemas lóticos que formam complexas redes dendríticas com fluxos unidirecionais, com diferentes níveis de conectividade (Campbell Grant, Lowe & Fagan, 2007; Brown & Swan, 2010). Logo as distribuições das espécies de peixes de riachos tendem a ser restritas uma vez que os processos de dispersão ocorrem majoritariamente pelos cursos de água (Shurin *et al.*, 2009). Além dos efeitos espaciais sobre a dispersão, os riachos possuem diversos filtros ambientais (por exemplo, fortes corredeiras, quedas de águas, diferenças de temperatura e teor de oxigênio dissolvido da água) que limitam a persistência e a distribuição regional das espécies de peixes (Jackson *et al.*, 2001; Smith & Kraft, 2005; Altermatt, 2013; Marino *et al.*, 2020).

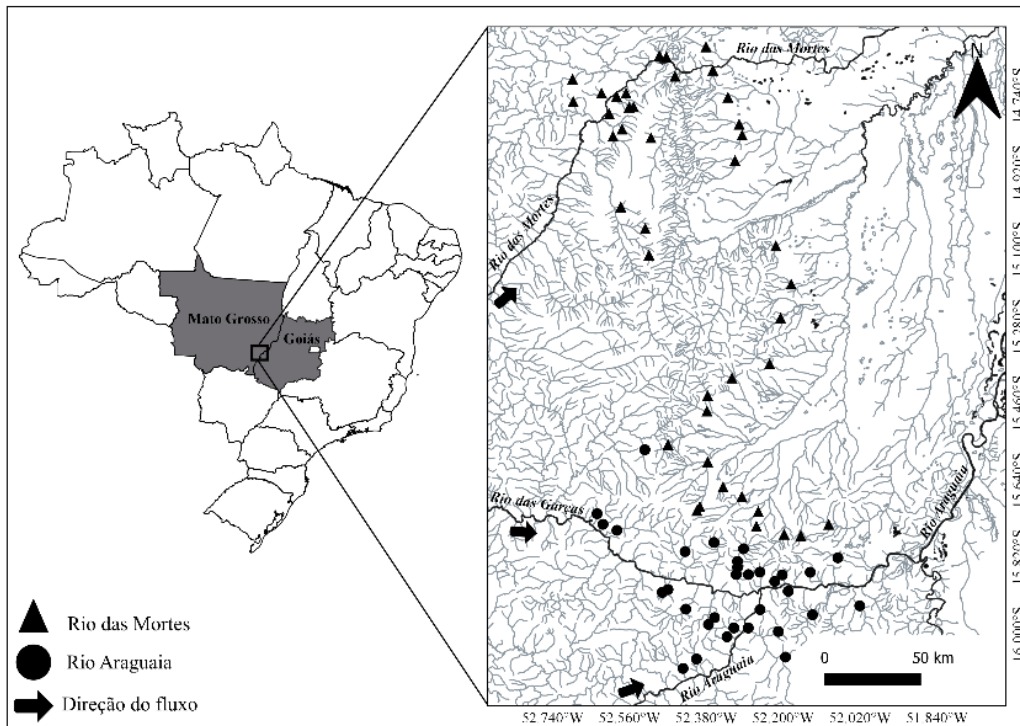


Neste estudo, investigou-se abundância, tamanho do corpo, nível trófico, capacidade natatória, amplitude e posição de nicho predizem a distribuição regional de espécies de peixes de riachos tropicais. Como resultado, foi esperado que as espécies de peixes mais abundantes, de menor tamanho corporal, com maiores capacidades natatórias, de nível trófico intermediário, generalistas e que tenham baixos valores de posição de nicho e maiores valores de amplitude de nicho ocupem mais riachos.

## **2.2 Material e métodos**

### **2.2.1 Área de estudo**

Para este estudo, foram coletados dados em 73 riachos distribuídos nas regiões do Alto rio Araguaia ( $n=30$ ) e Médio Rio das Mortes ( $n=43$ ), estados do Mato Grosso e Goiás, Brasil (Figura 1). Os riachos estão drenam em uma área de domínio do bioma Cerrado. O Cerrado (savana brasileira) que ocupam uma área de 2.036.448 km<sup>2</sup> na região central do Brasil, compostos fitofisionomias campestres e florestais como, por exemplo, veredas, cerrado típico, cerradão e matas de galerias (Ribeiro & Walter, 2008; MMA 2020). Entre os anos de 2014 e 2017 (período que ocorreram as amostragens), a precipitação anual média foi igual a 1.286 mm e a temperatura anual média foi igual a 26 °C (Dados da Rede do INMET, [www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br)). Os riachos são de baixa ordem de acordo com a classificação de Strahler (1<sup>a</sup> a 4<sup>a</sup> ordem) e estão distribuídos em diferentes posições das redes hidrográficas (altitude média de 351 m acima do nível do mar).



**Figura 1** Localização dos riachos coletados no Alto rio Araguaia e Médio Rio das Mortes, Estado do Mato Grosso e Goiás, Brasil.

### 2.2.2 Coletas de peixes

Os peixes foram coletados em trechos de 50 metros em cada riacho no período de seca entre os anos de 2014 e 2017. Em 2017 houve a reamostragem de 15 riachos coletados em 2016. Em 2014 e 2015 as coletas foram realizadas com redes de arrastos, peneiras e puçás (rede de emalhar  $3,0 \times 3,0$  mm entre nós) (Ueida & Castro, 1999). A captura dos peixes foi realizada com quatro coletores (dois coletores com rede de arrasto, um com puçá e outro com peneira) vasculhando os *habitats* com esforço amostral de uma hora no trecho de 50 metros. Em 2016 e 2017 as coletas foram realizadas com pesca elétrica (Mazzoni, Fenerich-Verani & Caramaschi, 2000). As coletas foram realizadas com três coletores com uma única passagem de pesca elétrica em 50 metros do riacho. O equipamento de pesca elétrica é composto por um gerador de energia (modelo Honda EG 1000), um transformador (300 a 600 volts), dois puçás energizados com cabos de

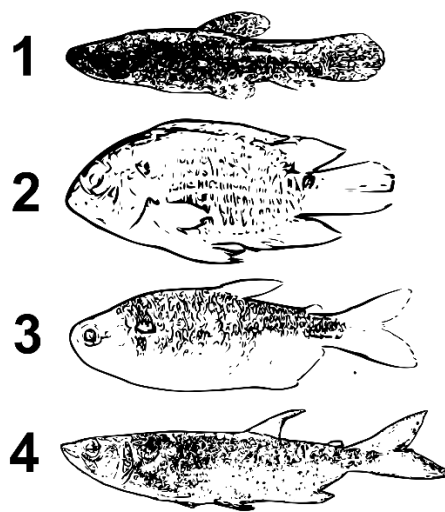
energia de 50 metros e um puçá não energizado. Para os dois métodos de amostragem, as extremidades dos trechos foram bloqueadas com redes de cerco (malha 3,0 mm x 3,0 mm entre nós). Os peixes coletados foram anestesiados com benzocaína diluída em água e, posteriormente, fixados em formol 10% (2014 e 2015) e álcool 92 °GL (2016 e 2017). A autorização para a coleta foi expedida pelo Instituto Chico Mendes da Conservação e Biodiversidade (ICMBio; SISBio - N° 45316-1) e pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Federal do Mato Grosso (CEUA/UFMT - N° 23108.152116/2016-04).

### 2.2.3 Capacidade natatória

Características morfológicas são variáveis substitutas da capacidade de locomoção e capacidade natatória em peixes (Webb, 1984; Breda, Oliveira & Goulart, 2005). Além disso, os atributos morfológicos das espécies de peixes podem refletir as condições hidrológicas ou a posição na coluna da água que ocupam nos sistemas aquáticos (Lamouroux *et al.*, 2002; Breda *et al.*, 2005; Tytell *et al.*, 2010). Webb (1984) utilizou a forma do corpo do peixe e do pedúnculo caudal para classificar as espécies de peixes em especialistas em aceleração, manobras, natação sustentada periódica e generalistas. Os peixes especialistas em aceleração possuem baixas performances para natação contínua, mas são muito hábeis em movimentos de propulsão (e.g., *Hoplias malabaricus* (Bloch 1794)). Peixes especialistas em manobras nadam pouco, porém são habilidosos em movimentos de viradas e contornos rápidos (e.g., *Aequidens tetramerus* (Heckel 1840)). Os peixes especialistas em natação sustentada periódica conseguem nadar de forma contínua e, geralmente, conseguem viajar por longas distância com mais facilidade (e.g., *Acestrorhynchus falcatus* (Bloch 1974) e *A. microlepis* (1841)). As espécies generalistas são aquelas que conseguem realizar todas as funções, mas não são

especialistas em nenhuma das funções anteriores (e.g., *Astyanax goyacensis* Eigenman 1908).

Para isso, foi criado um ranque da capacidade natatória das espécies de peixes de riachos (entre um e quatro) considerando a informações presentes trabalho de Webb (1984) (**Figura 2**). Os peixes especialistas em aceleração receberam o valor um (1), os especialistas em manobras o valor dois (2), os generalistas o valor três (3), e os especialistas em natação sustentada periódica o valor quatro (4).



**Figura 2:** Representação ilustrativa da capacidade natatória de peixes (entre 1 e 4) considerando as características morfológicas das espécies (ver Apêndice A). **1** – Peixe especialista em aceleração; **2** – Peixe especialista em manobras; **3** – Peixe generalista; **4** – Peixe especialista em natação sustentada periódica.

#### 2.2.4 Nível trófico

As informações de níveis tróficos das espécies foram obtidas no conjunto de dados do FishBase ([www.fishbase.de](http://www.fishbase.de) - Froese & Pauly, 2019). O valor do nível trófico varia de dois (consumidores primários) a cinco (predadores) para peixes (Pavluk & bij de Vaate, 2017). O nível trófico para cada espécie é obtido a partir de uma média que é estipulada

com base nos itens alimentares e quantidades consumidas pelos peixes (para mais detalhes, ver Pavluk & bij de Vaate, 2017). Quando não houve informações disponíveis para a espécie, as classificações foram feitas com base na dieta de espécies filogeneticamente próximas (i.e., família ou gênero) (FishBase - Froese & Pauly, 2019).

## 2.2.5 Amplitude e posição de nicho

### 2.2.5.1 *Dados ambientais para calcular o nicho*

As seguintes variáveis abióticas foram utilizadas para caracterização limnológica: pH, condutividade elétrica, turbidez, temperatura da água e oxigênio dissolvido (Horiba U-50). Para coletar as variáveis estruturais do riacho, um trecho de 50 metros (onde as amostragens de peixes foram realizadas; ver abaixo) foi dividido em porções de 10 metros equidistantes. Em cada porção, as seguintes variáveis foram mensuradas: largura, profundidade, velocidade da água, proporção de substrato, presença de troncos e de bancos de folhiços, de raízes finas e grossas dispostas em redes (i.e., emaranhado de raízes da vegetação ripária em contanto com água às margens dos riachos) e proporção de vegetação nas margens (árvores, arbustos e herbáceas). A largura dos riachos foi dada pela média de seis medidas entre uma margem e outra do canal. A profundidade foi dada pela média de cinco medidas obtidas entre uma margem e outra em cada transecto. A velocidade da água superficial foi medida com o método do objeto flutuante, isto é, contabiliza o tempo que uma bola de material flutuante (e.g., plástico ou isopor) leva para deslocar um metro no centro do canal do riacho (Teresa & Casatti, 2012). Os substratos foram classificados em sete tipos (cascalho, areia, rocha, seixo, laje, folhiço e argila/silte) e foi utilizado o método de estimativa visual (%) para obter um valor para cada tipo de substrato (Cummins, 1962; Teresa & Casatti, 2012). Para caracterização dos *habitats* marginais dos riachos, repetimos o método de estimativa

visual para quantificar a proporção de estrutura composta por raízes finas em redes, raízes grossas e plantas em contato com a água. Foi contabilizado a presença de troncos, bancos de folhiços e calculado a frequência que as estruturas ocorreram ao longo do trecho selecionado

#### 2.2.5.1 *Outlying Mean Index*

A análise de ordenação chamada *Outlying Mean Index* (OMI; Dolédec et al., 2000) foi utilizada para calcular a posição de nicho (PN) e a amplitude de nicho (AN) de cada espécie de peixe. Essa análise é baseada nas matrizes de dados ambientais e biológicos (abundância de espécie por locais). A posição de nicho mede a distância entre a média da condição do habitat usada por um táxon (i.e., centroide da espécie) e a condição média da área amostral. Assim, espécies com maiores valores dessa distância (i.e., maiores valores de PN) ocorrem preponderantemente em condições ambientais que são infrequentes na área de estudo. A OMI também gera um valor de amplitude de nicho para cada espécie (ver equação 6 em Dolédec et al., 2000). Espécies com elevados valores de AN ocorrem em locais com diferentes condições ambientais. As análises foram feitas no programa R (R Core Team 2018) com o uso o pacote “ade4” (Dray & Dufour, 2007; Bougeard & Dray, 2018) para calcular PN e AN.

#### 2.2.6 Análise de beta regressão

Para avaliar se a distribuição das espécies de peixes é predita pela abundância [as abundâncias dos peixes dos riachos ( $n = 15$  riachos) de amostras repetidas (2016 e 2017) foi dada pela média], posição de nicho, amplitude de nicho, comprimento (cm), nível trófico, capacidade natatória, usamos modelos de regressão beta. A variável resposta distribuição regional é a medida de proporção de locais ocupados pelas espécies de peixes. Para evitar o problema de circularidade dos dados, foi utilizado o

método de reamostragem como realizado em estudos prévios (Siqueira *et al.*, 2009; Rocha *et al.*, 2018). A circularidade nas análises ocorre porque as medidas de amplitude e posição de nicho (AN e PN, respectivamente) são estimadas com os dados de abundância das espécies e, posteriormente, essas são usadas como variáveis explanatórias da distribuição (para mais detalhes, ver Siqueira *et al.*, 2009). Em resumo, o conjunto de dados foi dividido aleatoriamente em duas partes. Uma parte foi utilizada para estimar a distribuição regional, enquanto a outra foi utilizada para estimar AN e PN. Com os dados obtidos, foi testado o seguinte modelo básico:

Distribuição regional  $\sim$  abundância + PN + AN + comprimento + nível trófico + capacidade natatória

Esse modelo foi testado 1000 vezes (uma vez para cada divisão aleatória do conjunto de dados). Como resultados, foram apresentados a distribuição dos coeficientes de determinação ( $r^2$ ) e coeficientes parciais da regressão. As variáveis foram consideradas significativas quando os valores médios de  $P$  (associados com testes  $Z$ s dos coeficientes parciais de regressão) foram  $\leq 0,05$  dentre todas as reamostragens. No programa R (R Core Team 2018), o pacote “*betareg*” (Cribari-Neto & Zeileis, 2010) foi utilizado para calcular os modelos de regressões beta (Cribari-Neto & Zeileis, 2010).

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Estrutura da comunidade e a relação abundância-distribuição regional

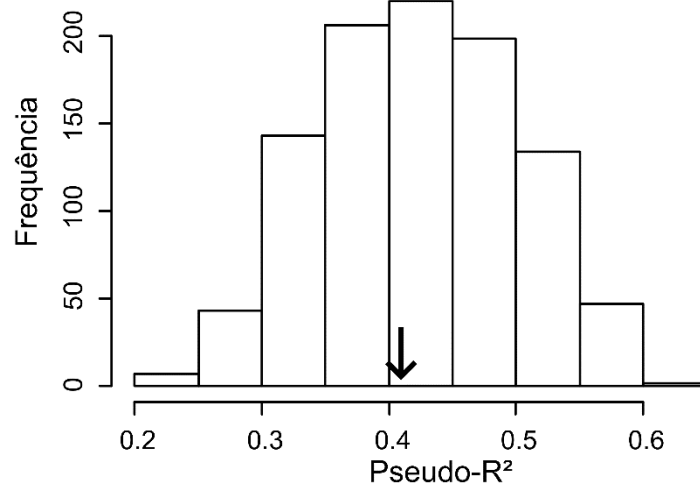
Foram coletadas 142 espécies de peixes distribuídas entre 33 famílias (Apêndice B). As espécies com maiores abundâncias totais em nas amostras foram *Knodus breviceps* (1.924,5 indivíduos), *Odontostilbe* sp. (1.554), *Astyanax goyacensis* (924,5), *Melanorivulus zygonectes* (715), *Phenacogaster* sp. (641) e *Hyphessobrycon tenuis* (609). As espécies com maiores distribuições regionais foram *Astyanax goyacensis* ( $n =$

52), *Knodus breviceps* (47) e *Characidium zebra* (42), *Moenkhausia oligolepis* (41) e *Imparfinis mirini* (40). Das 142 espécies de peixes amostradas, 32 (22,5%) ocorreram somente em um riacho.

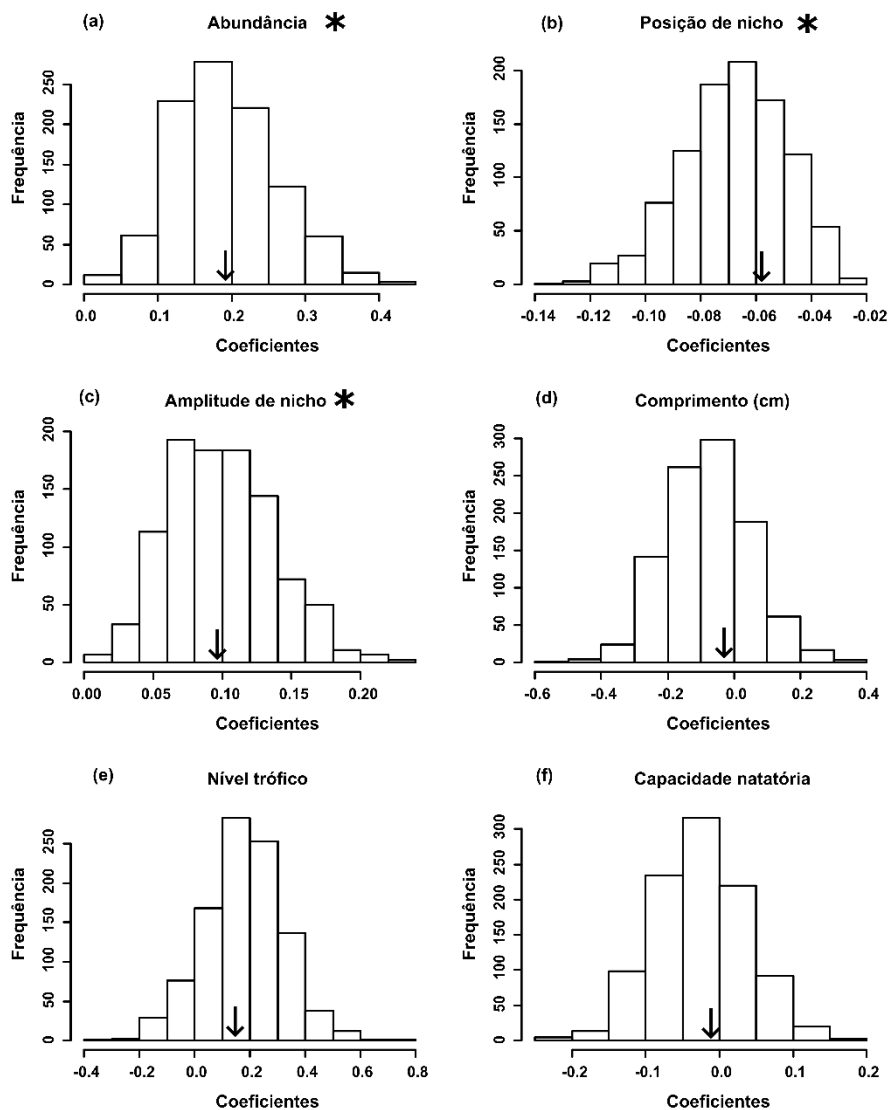
A média das posições e amplitudes de nicho foram  $8,288 \pm 8,466$  e  $51,427 \pm 34,290$  (média $\pm$ desvio-padrão), respectivamente. Os tamanhos médios dos peixes encontrados foram  $6,500 \pm 8,800$  cm, o nível trófico de  $3,000 \pm 0,507$  e a capacidade natatória de  $3,2 \pm 0,949$ . A maior espécie amostrada nos riachos foi *Electrophorus electricus* (100 cm) e menor foi *Pamphorichthys araguaienses* (1,700 cm). De modo geral, as espécies da família de Loricariidae (*Hypostomus* spp. e *Loricarias* sp.) possuem os menores níveis tróficos, enquanto algumas espécies de piscívoros (*Hoplias malabaricus* e *Acestrorhynchus* spp.) possuem níveis tróficos mais elevados. As espécies de *Leporinus* spp., *Parodon pongoensis*, *Pimelodus ornatus* são exemplos de espécies com maiores capacidades natatórias (4) e as espécies da família dos Gimnotidae (*Gymnotus* spp., *Eigenmannia trilineata*) são as que apresentaram menores valores de capacidade natatória (1).

O modelo explicou, em média, 42,3% da variabilidade da distribuição regional (**Figura 3**). Em geral, a distribuição regional foi positivamente relacionada com a abundância e amplitude do nicho e negativamente relacionada com a posição do nicho. Não foram encontradas relações significativas entre distribuição regional e as demais variáveis explanatórias (i.e., comprimento, nível trófico e capacidade natatória; **Figuras 4 e 5**).

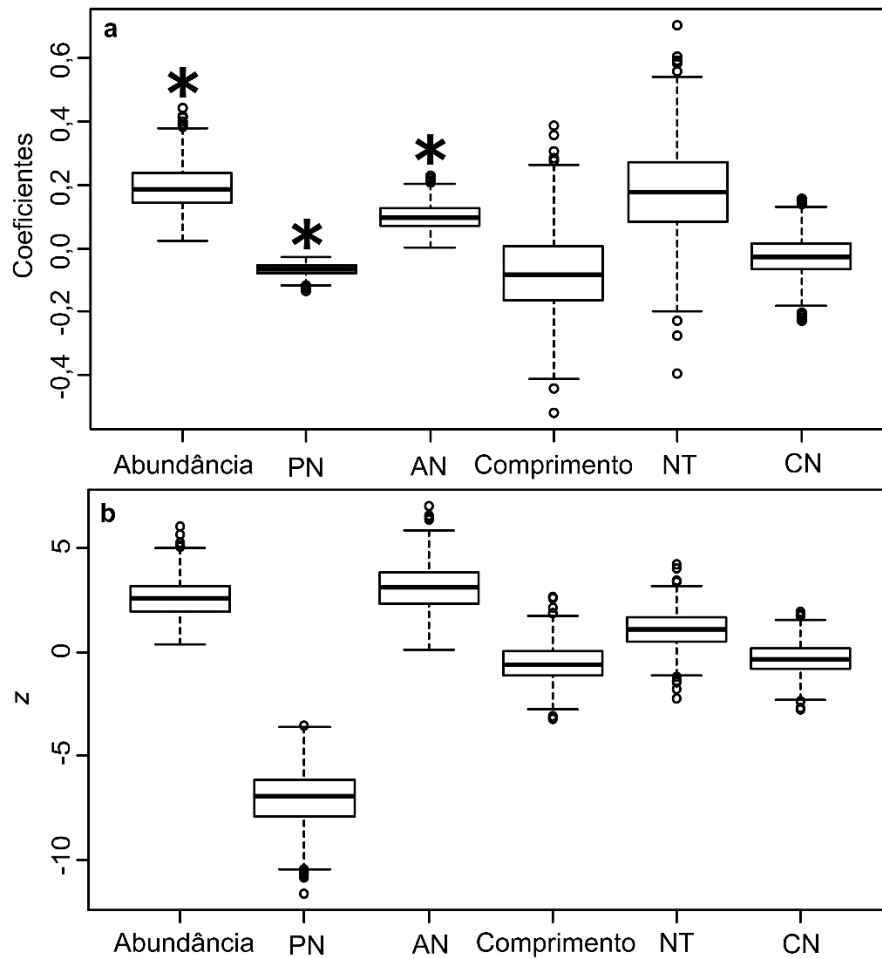




**Figura 3** Distribuição dos coeficientes de determinação (Pseudo-R<sup>2</sup>). A seta indica o valor médio do Pseudo-R<sup>2</sup> (0,423) após 1000 divisões aleatórias do conjunto de dados.



**Figura 4** Distribuição dos coeficientes parciais de regressão avaliando as relações entre distribuição regional e abundância local (**a**), posição de nicho (**b**), amplitude de nicho (**c**), nível trófico (**d**), comprimento (**e**), e capacidade natatória (**f**). As setas indicam os valores médios (**a** = 0,192; **b** = -0,068; **c** = 0,099; **d** = -0,077; **e** = 0,177; **f** = -0,026) dos coeficientes parciais. Os asteriscos (\*) indicam as variáveis significativas que predizem a distribuição regional das espécies de peixes em riachos ( $P \leq 0,05$ ).



**Figura 5** Coeficientes parciais dos modelos de regressão beta avaliando as relações entre as variáveis explanatórias (eixo das abscissas) e a distribuição regional das espécies de peixes nos riachos (a). Legenda para as siglas: **PN** – Posição de nicho; **AN** – Amplitude de nicho; **NT** – Nível trófico; **CN** – Capacidade natatória. Os asteriscos (\*) indicam as variáveis que estão significativamente relacionadas com a distribuição regional. Os valores da estatística Z também são apresentados (b).

## 2.4 Discussão

Os resultados deste estudo demonstram que a abundância foi uma das principais variáveis associadas positivamente com a distribuição regional das espécies de peixes em riachos. Assim, para os riachos da área de estudo, as espécies de peixes mais abundantes ocorreram num maior número de riachos. Essa primeira parte dos resultados coaduna com vários estudos, realizados em diferentes escalas e para diferentes grupos taxonômicos (Brown, 1984; Gaston *et al.*, 2000; Holt *et al.*, 2002). A relação positiva entre distribuição regional e abundância de peixes também já foi detectada em diferentes regimes climáticos e sistemas aquáticos (Tales *et al.*, 2004; Frisk, Duplisea & Trenkel, 2011; Faulks *et al.*, 2015). Porém, quando comparada com organismos terrestres, a relação para organismos aquáticos é menos acentuada (Blackburn *et al.*, 2006). Em geral, pode-se inferir que a dinâmica metapopulacional pode explicar, em parte, a relação entre abundância e distribuição regional de peixes nos riachos analisados (Hanski, 1998; Freckleton *et al.*, 2005). Especificamente, o efeito resgate seria fundamental para explicar essa relação uma vez que a dispersão entre locais reduziria a probabilidade de extinção e o aumento de locais ocupados elevaria ainda mais as taxas de dispersão entre locais (He & Gaston, 2003; Penha *et al.*, 2020). Além disso, espécies mais abundantes apresentariam maiores taxas de colonização e menores taxas extinção e, portanto, maiores distribuições regionais (Warren & Gaston, 1997). Do ponto de vista aplicado, a relação positiva é consistente entre distribuição regional e abundância é importante porque valida a utilização da primeira variável (relativamente mais fácil de ser obtida) para prever a segunda variável em estudos de monitoramento populacional (Miranda & Killgore, 2019; mas ver Hui *et al.*, 2009).

Nestas observações, as medidas de posição e amplitude de nicho também foram correlacionadas, negativa e positivamente, com a distribuição regional das espécies de

peixes, respectivamente. Assim, espécies que requerem condições ambientais que são infrequentes na área de estudo (elevados valores de posição do nicho) e com menores amplitudes de nicho apresentaram distribuições mais restritas. Resultados similares (i.e., as medidas de nicho como as principais variáveis relacionadas com a distribuição regional) foram encontrados por Heino (2005), Heino & Tolonen (2018), Vilmi et al. (2019). Em outros estudos, no entanto, a relação entre amplitude de nicho e distribuição regional não foi detectada (Tales *et al.*, 2004; Heino & Grönroos, 2014; Rocha *et al.*, 2018). Já Siqueira et al. (2009) encontraram que a distribuição regional para quironomídeos foi mais fortemente correlacionada com a amplitude de nicho do que com a posição do nicho (um resultado relativamente raro na literatura). Pyron (1999) detectou relações significativas entre distribuição geográfica, tamanho do corpo, abundância e amplitude de nicho para duas famílias de peixes na América do Norte. Em particular, a importância das medidas de nicho como variáveis explanatórias da ocupação regional pode ser também verificada considerando o conhecimento sobre a ecologia das espécies de peixes na área de estudo. Por exemplo, *Astyanax goyacensis*, *Knodus breviceps*, *Characidium zebra* e *Imparfinis mirini* são classificadas como generalistas e tiveram altas abundância médias por local ( $N = 17,78; 40,95; 12,20; 10,51$ ; respectivamente) e ocuparam um número maior de riachos ( $n = 52; 47; 42; 40$ ; respectivamente). As dietas dessas espécies são compostas de alimentos de origem animal ou vegetal (alóctones ou autóctones). Além disso, elas ocorrem em riachos com diversas condições ambientais (Venere & Garutti, 2011). Por outro lado, *Farlowella oxyrryncha* e *Farlowella schreitmuelleri* (Loricariidae) requerem *habitats* específicos (e.g., águas mais frias, claras e rápidas) e, de fato, foram registradas em menos de 10% e 3% dos nossos riachos, respectivamente.

Espécies com maiores tamanhos de corpo tendem a ter maiores taxas de dispersão e, portanto, poderiam apresentar maiores taxas de colonização de *habitats* (e.g. Webb et al., 2017). Similarmente, para estas observações era esperado que a capacidade natatória, mais diretamente relacionada com dispersão, fosse uma variável importante para predizer a distribuição das espécies de peixes. O tamanho do corpo, bem como outros atributos das espécies, tem sido utilizado em diversos estudos macroecológicos como uma variável substituta da capacidade de dispersão (Gaston & Blackburn, 2003). Por exemplo, Miranda & Killgore (2019), estudando comunidades de peixes em riachos, encontraram esse padrão. Por outro lado, Webb *et al.* (2017) observaram, em comunidades marinhas, que o aumento da distribuição regional com o tamanho do corpo ocorreu preponderantemente para baixas abundâncias (embora os autores não tenham identificado uma interação significativa entre abundância e tamanho do corpo). Em uma análise global, Carvajal-Quintero *et al.* (2019) encontraram uma relação significativa, embora fraca, entre capacidade natatória e distribuição regional de peixes de sistemas lóticos tropicais. Para diatomáceas e insetos aquáticos, relações negativas entre tamanho do corpo e distribuição regional (Rocha *et al.*, 2018) ou não significativas (Vilmi et al. 2019) já foram encontradas na literatura. Assim, muitos dos estudos realizados até o momento sugerem que a importância do tamanho do corpo, como variável explanatória da distribuição regional, é bastante contingencial. Como tamanho do corpo e capacidade natatória não foram variáveis significativamente correlacionadas com a distribuição (ao contrário do esperado), os resultados reforçam a ideia de que a relação é contingencial e, provavelmente, atributos mais diretamente relacionados com a capacidade de dispersão (ao invés de simplesmente variáveis substitutas) devem ser mensurados.

Para análises comparadas mais informativas sobre os principais atributos relacionados com a distribuição regional de espécies de peixes, pode ser sugerido que estudos futuros deveriam considerar um conjunto básico desses atributos. Por exemplo, para comunidades de peixes, poucos estudos analisaram, simultaneamente, posição e amplitude do nicho (e.g., Tales *et al.*, 2004). Estudos também têm demonstrado a importância do tamanho do corpo e dispersão como variáveis relacionadas com a distribuição regional de espécies de peixes (e.g., Pyron, 1999; Carvajal-Quintero *et al.*, 2019; Miranda & Killgore, 2019). Assim, a inclusão desses atributos no conjunto básico de variáveis explanatórias sugeridas acima seria oportuna. Final, mas não exhaustivamente, Carvajal-Quintero *et al.* (2019) mostram que além de atributos das espécies (i.e., tamanho do corpo, capacidade natatória, ver outras citadas por Miranda & Killgore, 2019), informações sobre as características das redes de drenagem e a conectividade entre as comunidades locais são importantes variáveis relacionadas com distribuição regional das espécies.

Concluindo, os resultados indicam que as principais variáveis relacionadas com a distribuição regional das espécies de peixes em riachos foram abundância, posição e amplitude do nicho. Outros atributos das espécies que testamos (i.e., tamanho do corpo, capacidade natatória e nível trófico) não foram significativamente relacionados com a distribuição regional. Considerando os resultados e a literatura recente, principalmente aquela que utiliza a técnica de ordenação OMI, infere-se que as medidas de nicho, após controlar o efeito da abundância, são as principais variáveis que podem prever a distribuição regional. No entanto, essa inferência deve abranger apenas comunidades aquáticas uma vez que os estudos que usam a técnica de OMI para estimar as medidas de nicho foram desenvolvidos, até onde sabemos, apenas em ambientes aquáticos. Na busca por generalidade, sugerimos que estudos futuros em outros sistemas (aquáticos e

terrestres), com o objetivo de modelar a distribuição regional, utilizem as medidas de nicho estimadas pela técnica de OMI e o método desenvolvido por Siqueira et al. (2009) para minimizar os possíveis problemas de dependência estatística. Sugere-se também que um conjunto básico de variáveis explanatórias deve ser usado para facilitar estudos comparativos e a generalidade dos resultados.

## REFERÊNCIAS

- Altermatt F. (2013). Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquatic Ecology* **47**, 365–377. <https://doi.org/10.1007/s10452-013-9450-3>
- De Bie T., Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., et al. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* **15**, 740–747. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x>
- Blackburn T.M., Cassey P. & Gaston K.J. (2006). Variations on a theme: sources of heterogeneity in the form of the interspecific relationship between abundance and distribution. *Journal of Animal Ecology* **75**, 1426–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01167.x>
- Bougeard S. & Dray S. (2018). Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package. *Journal of Statistical Software* **86**. <https://doi.org/10.18637/jss.v086.i01>
- Breda L., Oliveira E.F. de & Goulart E. (2005). Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* **27**, 371–381. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v27i4.1271>
- Brown B.L. & Swan C.M. (2010). Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology* **79**, 571–580. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01668.x>
- Brown J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* **124**, 255–279. <https://doi.org/10.1086/284267>



- Brown J.H. & Maurer B.A. (1989). Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* **243**, 1145–1150. <https://doi.org/10.1126/science.243.4895.1145>
- Buckley H.L. & Freckleton R.P. (2010). Understanding the role of species dynamics in abundance-occupancy relationships. *Journal of Ecology* **98**, 645–658. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01650.x>
- Campbell Grant E.H., Lowe W.H. & Fagan W.F. (2007). Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* **10**, 165–175. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01007.x>
- Carvajal-Quintero J., Villalobos F., Oberdorff T., Grenouillet G., Brosse S., Hugueny B., *et al.* (2019). Drainage network position and historical connectivity explain global patterns in freshwater fishes' range size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **116**, 13434–13439. <https://doi.org/10.1073/pnas.1902484116>
- Cohen J.E., Jonsson T. & Carpenter S.R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**, 1781–1786. <https://doi.org/10.1073/pnas.232715699>
- Cribari-Neto F. & Zeileis A. (2010). Beta Regression in R. *Journal of Statistical Software* **34**. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i02>
- Cummins K.W. (1962). An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *American Midland Naturalist* **67**, 477. <https://doi.org/10.2307/2422722>
- Dolédec S., Chessel D. & Gimaret-Carpentier C. (2000). Niche separation in community ecology: A new method. *Ecology* **81**, 2914–2927. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2914:NSICAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2914:NSICAA]2.0.CO;2)
- Dray S. & Dufour A.-B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Faulks L., Svanbäck R., Ragnarsson-Stabo H., Eklöv P. & Östman Ö. (2015). Intraspecific niche variation drives abundance-occupancy relationships in freshwater fish communities. *The American Naturalist* **186**, 272–283.

<https://doi.org/10.1086/682004>

- Freckleton, Noble & Webb (2006). Distributions of habitat suitability and the abundance-occupancy relationship. *The American Naturalist* **167**, 260. <https://doi.org/10.2307/3491266>
- Freckleton R.P., Gill J.A., Noble D. & Watkinson A.R. (2005). Large-scale population dynamics, abundance-occupancy relationships and the scaling from local to regional population size. *Journal of Animal Ecology* **74**, 353–364. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00931.x>
- Frisk M.G., Duplisea D.E. & Trenkel V.M. (2011). Exploring the abundance–occupancy relationships for the Georges Bank finfish and shellfish community from 1963 to 2006. *Ecological Applications* **21**, 227–240. <https://doi.org/10.1890/09-1698.1>
- Froese R. & Pauly D. (2019). FishBase. *version (04/2019)*
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (2003). Dispersal and the interspecific abundance-occupancy relationship in British birds. *Global Ecology and Biogeography* **12**, 373–379. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00054.x>
- Gaston K.J., Blackburn T.M., Greenwood J.J.D., Gregory R.D., Quinn R.M. & Lawton J.H. (2000). Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology* **37**, 39–59. <https://doi.org/10.1073/pnas.232715699>
- Gaston K.J., Blackburn T.M. & Lawton J.H. (1997). Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *The Journal of Animal Ecology* **66**, 579. <https://doi.org/10.2307/5951>
- Gaston K.J. & Lawton J.H. (1990). Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* **58**, 329. <https://doi.org/10.2307/3545224>
- Hanski I. (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* **38**, 210. <https://doi.org/10.2307/3544021>
- Hanski I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>

- He F. & Gaston K.J. (2003). Occupancy, spatial variance, and the abundance of species. *The American Naturalist* **162**, 366–375. <https://doi.org/10.1086/377190>
- Heino J. (2005). Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or niche position? *Ecography* **28**, 345–354. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04151.x>
- Heino J. & Grönroos M. (2014). Untangling the relationships among regional occupancy, species traits, and niche characteristics in stream invertebrates. *Ecology and Evolution* **4**, 1931–1942. <https://doi.org/10.1002/ece3.1076>
- Heino J. & Tolonen K.T. (2018). Ecological niche features override biological traits and taxonomic relatedness as predictors of occupancy and abundance in lake littoral macroinvertebrates. *Ecography* **41**, 2092–2103. <https://doi.org/10.1111/ecog.03968>
- Holt A.R., Gaston K.J., Holt A.R., Gaston K.J. & He F. (2002). Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: A review. *Basic Appl. Ecol* **3**, 1–13. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00083>
- Holyoak M., Leibold M.A., Mouquet N., Holt R.D. & Hoopes M.F. (2005). Metacommunities: A framework for large-scale community ecology. In: *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. (Eds M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt), pp. 1–31. . University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Hui C., McGeoch M.A., Reyers B., Roux P.C., Greve M. & Chown S.L. (2009). Extrapolating population size from the occupancy–abundance relationship and the scaling pattern of occupancy. *Ecological Applications* **19**, 2038–2048. <https://doi.org/10.1890/08-2236.1>
- Jackson D.A., Peres-Neto P.R. & Olden J.D. (2001). What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 157–170. <https://doi.org/10.1139/f00-239>
- Lamouroux N., Poff N.L.R. & Angermeier P.L. (2002). Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1792:ICOSFC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1792:ICOSFC]2.0.CO;2)

- Leibold M.A. (1996). A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. *The American Naturalist* **147**, 784–812. <https://doi.org/10.1086/285879>
- Lester S.E., Ruttenberg B.I., Gaines S.D. & Kinlan B.P. (2007). The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* **10**, 745–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01070.x>
- Linder E.T., Villard M.-A., Maurer B.A. & Schmidt E.V. (2000). Geographic range structure in North American landbirds: variation with migratory strategy, trophic level, and breeding habitat. *Ecography* **23**, 678–686. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00311.x>
- MMA (2020) O bioma Cerrado. In: Ministério do Meio Ambiente. <https://www.mma.gov.br/biomas/cerrado>. Accessed 14 Apr 2020
- Marino N.A.C., Céréghino R., Gilbert B., Petermann J.S., Srivastava D.S., Omena P.M., *et al.* (2020). Species niches, not traits, determine abundance and occupancy patterns: A multi-site synthesis. *Global Ecology and Biogeography* **29**, 295–308. <https://doi.org/10.1111/geb.13029>
- Mazzoni R., Fenerich-Verani N. & Caramaschi E.P. (2000). Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations and communities in the Southeast of Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* **60**, 205–216. <https://doi.org/10.1590/S0034-71082000000200003>
- Miranda L.E. & Killgore K.J. (2019). Abundance–occupancy patterns in a riverine fish assemblage. *Freshwater Biology* **64**, 2221–2233. <https://doi.org/10.1111/fwb.13408>
- Patrick C.J., Cooper M.J. & Uzarski D.G. (2014). Dispersal mode and ability affect the spatial turnover of a wetland macroinvertebrate metacommunity. *Wetlands* **34**, 1133–1143. <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0572-8>
- Pavluk T. & bij de Vaate A. (2017). Trophic index and efficiency. In: *Encyclopedia of Ecology*. pp. 495–502. Elsevier.
- Pyron M. (1999). Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography* **26**, 549–558. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00303.x>

- R Team Core (2018) R: A Language and environment for statistical computing
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Brasília - DF, pp 151–212
- Rocha M.P., Bini L.M., Siqueira T., Hjort J., Grönroos M., Lindholm M., *et al.* (2018). Predicting occupancy and abundance by niche position, niche breadth and body size in stream organisms. *Oecologia* **186**, 205–216. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3988-z>
- Shurin J.B., Cottenie K. & Hillebrand H. (2009). Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia* **159**, 151–159. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1174-z>
- Siqueira T., Bini L.M., Cianciaruso M.V., Roque F.O. & Trivinho-Strixino S. (2009). The role of niche measures in explaining the abundance–distribution relationship in tropical lotic chironomids. *Hydrobiologia* **636**, 163–172. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9945-z>
- Siqueira T., Bini L.M., Roque F.O., Marques Couceiro S.R., Trivinho-Strixino S. & Cottenie K. (2012). Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* **35**, 183–192. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06875.x>
- Smith T.A. & Kraft C.E. (2005). Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 430–440. <https://doi.org/10.1577/T03-051.1>
- Steenweg R., Hebblewhite M., Whittington J., Lukacs P. & McKelvey K. (2018). Sampling scales define occupancy and underlying occupancy-abundance relationships in animals. *Ecology* **99**, 172–183. <https://doi.org/10.1002/ecy.2054>
- Tales E., Keith P. & Oberdorff T. (2004). Density-range size relationships in French riverine fishes. *Oecologia* **138**, 360–370. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1430-1>
- Teresa F.B. & Casatti L. (2012). Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland

- streams. *Ecology of Freshwater Fish* **21**, 433–442. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00562.x>
- Thuiller W., Lavorel S. & Araujo M.B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* **14**, 347–357. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00162.x>
- Tytell E.D., Borazjani I., Sotiropoulos F., Baker T.V., Anderson E.J. & Lauder G. V (2010). Disentangling the functional roles of morphology and motion in the swimming of fish. *Integrative and Comparative Biology* **50**, 1140–1154. <https://doi.org/10.1093/icb/icq057>
- Ueida V.S. & Castro R.M.C. (1999). Coleta e fixação de peixes de riacho. In: *Ecologia de peixes de riachos*, VI. (Eds E.P. Caramaschi, R. Mazzoni & P.R. Peres-Neto), pp. 01–22. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, Brasil.
- Valente-Neto F., Durães L., Siqueira T. & Roque F.O. (2018). Metacommunity detectives: Confronting models based on niche and stochastic assembly scenarios with empirical data from a tropical stream network. *Freshwater Biology* **63**, 86–99. <https://doi.org/10.1111/fwb.13050>
- Venere P.C. & Garutti V. (2011). *Peixes do Cerrado: Parque Estadual da Serra Azul, Rio Araguaia, MT*, 1st edn. RiMa, São Carlos.
- Vilmi A., Tolonen K.T., Karjalainen S.M. & Heino J. (2019). Niche position drives interspecific variation in occupancy and abundance in a highly-connected lake system. *Ecological Indicators* **99**, 159–166. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.12.029>
- Warren P.H. & Gaston K.J. (1997). Interspecific abundance-occupancy relationships: a test of mechanisms using microcosms. *The Journal of Animal Ecology* **66**, 730. <https://doi.org/10.2307/5924>
- Webb P.W. (1984). Form and function in fish swimming. *Scientific American* **251**, 72–82. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0784-72>
- Webb P.W. & Smith G.R. (1980). Function of the caudal fin in early fishes. *Copeia* **1980**, 559. <https://doi.org/10.2307/1444542>
- Webb T.J., Barry J.P. & McClain C.R. (2017). Abundance-occupancy relationships in

deep sea wood fall communities. *Ecography* **40**, 1339–1347.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.02618>

White E.P., Ernest S.K.M., Kerkhoff A.J. & Enquist B.J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 323–330.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.03.007>

### **3 A DIFERENÇA DE TAMANHO CORPORAL ENTRE ESPÉCIES DE PEIXES DOMINANTES E SUBORDINADAS EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA**

#### **RESUMO**

O padrão de distribuição de abundância de espécies, onde muitas são raras e algumas poucas são abundantes, é tão ubíquo em comunidades ecológicas que tem sido considerado uma lei em ecologia. No entanto, mesmo depois de mais de um século de pesquisas, os processos que poderiam explicar esse padrão são pouco conhecidos. Nas últimas décadas, estudos têm indicado que o uso de atributos das espécies pode auxiliar na busca desses processos. No presente estudo, foram coletados dados de abundância e de tamanho (comprimento padrão e peso) de espécies de peixes em 54 riachos do Centro-Oeste do Brasil para testar se as abundâncias das espécies subordinadas (i.e., qualquer espécie que não seja a dominante numa comunidade local), em cada riacho, estão correlacionadas com as diferenças de tamanho entre espécies dominantes e subordinadas. Uma relação negativa entre essas quantidades indicaria que as abundâncias de espécies subordinadas decrescem com o aumento das diferenças de tamanho em relação a espécie dominante, um resultado condizente com a hipótese de filtragem ambiental. Por outro lado, uma relação positiva (aumento das abundâncias de espécies subordinadas com o aumento das diferenças de tamanho) seria consistente com a teoria da similaridade limitante e com um papel preponderante da competição interespecífica. Os resultados indicaram claramente que as espécies subordinadas foram aquelas que mais diferiram das espécies dominantes em termos de tamanho. Além disso, observou-se que as espécies subordinadas foram maiores que as espécies dominantes. Considerando esses resultados, as evidências indicam que filtros ambientais que favorecem menores tamanho do corpo (baixa profundidade e escassez de grandes refúgios) são os principais processos que determinam o padrão de distribuição de abundância entre as espécies nos riachos.

**Palavras-chave:** Filtros ambientais. Similaridade limitante. Atributos morfológicos. Riachos. Ictiofauna.



***ABSTRACT***

Most species are rare and few are abundant in ecological communities. This pattern is so ubiquitous that it has been considered law in ecology. However, even after more than a century of research, the processes underlying this pattern are controversial. In the last decades, studies have indicated that the use of species traits can shed light on these processes. In the present study, were collected abundance and size (standard length and weight) data of fish species in 54 streams in the Midwest of Brazil to test whether the subordinate species' abundances (i.e., any species that is not dominant in a community) in each stream are correlated with size differences between dominant and subordinate species. A negative relationship between these quantities would indicate that the subordinate species abundances decrease with increasing size differences in relation to the dominant species, a result consistent with the hypothesis of environmental filtering. On the other hand, a positive relationship (increasing the abundance of subordinate species with increasing size differences) would be consistent with the limiting similarity theory and with a preponderant role of interspecific competition. This results clearly indicated that subordinate species were those that most differed from the dominant species in terms of size. In addition, was observed that the subordinate species were larger than the dominant species. Considering these results, the evidence indicates that environmental filters that favor small body sizes (e.g., shallow water depth and scarcity of large shelters) are the main processes determining species abundance distributions in the streams.

***Keywords:*** Environmental filters. Limiting similarity. Morphology attributes. Streams, Ichthyofauna.

### 3.1 Introdução

É amplamente conhecido que as comunidades locais são constituídas por algumas poucas espécies dominantes e muitas espécies raras. Esse padrão é tão recorrente que alguns o classificam como uma lei universal em ecologia (McGill et al. 2007). Na busca de mecanismos que explicariam os padrões de distribuição da abundância (i.e., variações em torno do padrão geral de muitas espécies raras e algumas poucas abundantes), vários modelos foram desenvolvidos (Tokeshi 1993; Hubbell 2001; McGill et al. 2007; Ferreira and Petreire-Jr. 2008; Matthews and Whittaker 2015). Se bons ajustes desses modelos fossem obtidos (i.e., uma diferença negligenciável entre os dados de abundância observados e preditos), principalmente aqueles baseados em pressupostos biológicos (e.g., o modelo de “*broken-stick*” de MacArthur, 1957), poder-se-ia então inferir sobre os mecanismos subjacentes ao padrão. Vários trabalhos, no entanto, demonstraram que o simples ajuste de um modelo é insuficiente para indicar um mecanismo em particular porque diferentes mecanismos podem gerar o mesmo padrão de distribuição da abundância entre as espécies (ver revisões de McGill, 2003; Magurran, 2005; McGill et al., 2007).

Nas últimas décadas, o ressurgimento do interesse nos mecanismos subjacentes aos padrões de distribuição de abundância em comunidades locais ocorreu com o uso de atributos das espécies. A expectativa geral é que as inferências sobre esses mecanismos poderiam ser robustecidas ao considerar a similaridade entre as espécies de acordo com atributos (Sugihara et al. 2003; Mouillot et al. 2007; Mason et al. 2008; Hidasi-Neto et al. 2020). Nesse contexto, baseados nas teorias de similaridade limitante (MacArthur and Levins 1967), neutra (Hubbell 2001) e de filtragem ambiental, Mouillot et al. (2007) fizeram três predições. Primeiro, sob a teoria de similaridade limitante, por causa da limitação de recursos e competição interespecífica, as espécies menos abundantes em

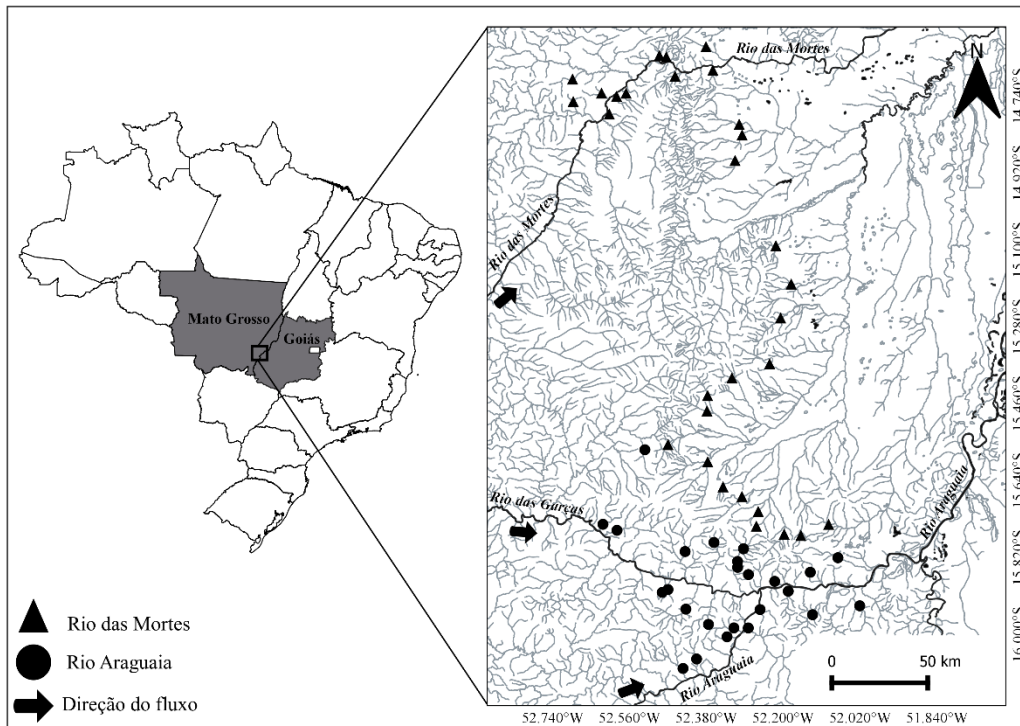
uma comunidade local seriam aquelas similares às demais, considerando seus atributos (e, portanto, seus nichos). Segundo, sob a teoria de filtragem ambiental, certos valores dos atributos funcionais confeririam maiores taxas de natalidade (ou menores taxas de mortalidade ou ambos) em certas condições ambientais; assim, as espécies com esses valores seriam mais abundantes nas comunidades locais e os desvios em relação aos valores ótimos implicariam em menores abundâncias. Terceiro, sob a teoria neutra, não existiria relação entre similaridade dos nichos e abundâncias. Mouillot et al. (2007) também apresentaram uma figura (ver Fig. 2 dos autores) que ilustra claramente as duas primeiras predições. Recentemente, Hidasi-Neto et al. (2020), embora não tenham citado Mouillot et al. (2007), testaram essas predições ao correlacionarem a abundância relativa de espécies (excetuando-se a mais abundante) com a diferença absoluta entre tamanho do corpo da espécie mais abundante numa comunidade (dominante) e o tamanho do corpo das outras espécies na mesma comunidade (subordinadas). Para tanto, eles utilizaram dados de 88 comunidades locais de pequenos mamíferos distribuídas ao redor do mundo e encontraram relações negativas entre abundância relativa e diferença no tamanho do corpo para todas comunidades locais. Esses resultados são consistentes com a hipótese de filtragem ambiental. Por outro lado, utilizando a ideia geral de testar a relação entre similaridade do nicho e abundância para peixes em seis lagos da França, Mason et al. (2008) encontraram que pares de espécies abundantes apresentaram baixa sobreposição do nicho e, complementarmente, espécies raras tenderam a apresentar elevada sobreposição de nicho com espécies abundantes. De acordo com os autores, esses resultados sugerem que a competição limitou a abundância relativa de pares de espécies com nichos similares ao reduzir a abundância das duas espécies ou permitindo que apenas uma alcançasse elevada abundância.

Para este estudo, foram coletados dados de abundância de peixes de peixes em 54 riachos para testar se a diferença no tamanho do corpo entre a espécie dominante e as espécies subordinadas está correlacionada com as abundâncias dessas espécies. Como discutido acima, relações positivas e negativas entre essas variáveis (diferença no tamanho do corpo em relação à espécie dominante e abundância das espécies subordinadas), apoiariam os mecanismos de competição (ou similaridade limitante) e filtragem ambiental, respectivamente. As comunidades de peixes em riachos apresentam uma elevada biodiversidade (Lowe-McConnell 1987; Winemiller et al. 2008) e, a despeito da grande variação de seus atributos ecológicos (Winemiller 1991; Toussaint et al. 2016; Rodrigues-Filho et al. 2018), são caracterizadas por indivíduos de pequeno porte (Abilhoa et al. 2008; Bower and Winemiller 2019a). Assim, espera-se que espécies subordinadas que diferem mais de um pequeno tamanho deveriam apresentar menores abundâncias.

## **3.2 Material e métodos**

### **3.2.1 Área de estudo**

Neste estudo, foram coletados dados de abundância e tamanho corporal de peixes de 54 riachos, localizados no bioma Cerrado, no Alto rio Araguaia e Médio Rio das Mortes (Estados do Mato Grosso e Goiás, Brasil) (Fig. 1), localizados no bioma Cerrado. Durante o período de amostragens, nos anos de 2014 a 2017, a precipitação anual média foi igual a 1.286 mm e a temperatura anual média foi igual a 26 °C (Dados da Rede do INMET, [www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br)). Os riachos são de 1ª a 4ª ordem de Strahler e estão distribuídos entre as altitudes 263 e 427 m acima do nível do mar.



**Fig. 1** Localização geográfica dos riachos no Alto rio Araguaia e Médio Rio das Mortes, Mato Grosso e Goiás, Brasil.

### 3.2.2 Coletas de peixes

Os peixes foram amostrados em trechos de 50 metros em cada riacho entre os anos de 2014 e 2017. Para as coletas realizadas em 2014 e 2015, foram utilizadas redes de arrastos, peneiras e puçás (rede de emalhar  $3,0 \times 3,0$  mm entre nós) (Ueida and Castro 1999). O esforço amostral foi de uma hora para quatro coletores (dois coletores com rede de arrasto, um com puçá e outro com peneira) vasculhando os *habitats* no trecho de 50 metros. Em 2016 e 2017 as coletas foram realizadas com pesca elétrica (Mazzoni et al. 2000). As coletas foram realizadas com três coletores em uma única passagem de pesca elétrica em 50 metros do riacho. O equipamento de pesca elétrica é composto por um gerador de energia (modelo Honda EG 1000), um transformador (300 a 600 volts), dois puçás energizados com cabos de energia de 50 metros e um puçá não energizado.

Para os dois métodos de amostragem, as extremidades dos trechos foram bloqueadas com redes de cerco (malha 3,0 mm x 3,0 mm entre nós). Os peixes coletados foram anestesiados com benzocaína diluída em água, sacrificados e, posteriormente, fixados em formol 10% (2014 e 2015) e álcool 92 °GL (2016 e 2017). Todos indivíduos coletados foram pesados (g) e medidos (comprimento padrão; cm). Para tanto, foi utilizado uma balança de precisão (mínimo 0,005 gramas) e um paquímetro digital (precisão de 0,001 centímetros), respectivamente. As autorizações para as coletas foram emitidas pelo Instituto Chico Mendes da Conservação e Biodiversidade (ICMBio; SISBio - Nº 45316-1) e Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Federal do Mato Grosso (CEUA/UFMT - Nº 23108.152116/2016-04).

### 3.2.3 Análises

Para cada espécie, em cada riacho, foram calculados os valores médios de tamanho (peso e comprimento). Assim, o conjunto de dados foi constituído de uma matriz com  $S$  espécies em cada riacho (total de linhas =  $S \times n$  riachos), tamanho do corpo e abundância (nas colunas). Posteriormente, foi calculada a diferença (em módulo) de tamanho (previamente log-transformado) entre a espécie dominante e as espécies subordinadas (*DIFT*) para cada riacho e, portanto, após esse procedimento, cada riacho foi representado por  $S-1$  linhas.

Duas abordagens foram utilizadas para testar a relação entre *DIFT* e abundância das espécies subordinadas (*AES*). Na primeira abordagem, foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson entre *DIFT* e a raiz quadrada de *AES* para cada riacho. Posteriormente, foi aplicado uma abordagem meta-analítica, seguindo os métodos descritos em Borenstein et al. (2009), para estimar um único tamanho de efeito médio ponderado. Assim, cada coeficiente de correlação foi transformado na estatística  $z$  de

Fisher. O peso ( $W_i$ ) para cada estimativa (estatística  $z_i$  para cada riacho) foi atribuído de acordo com um modelo de efeitos aleatórios [ $W_i = 1/V_i + T^2$ , onde  $V_i$  é a variância da estatística  $z$  ( $V_i = 1/S - 1 - 3$ ), em um dado riacho  $i$  e  $T^2$  é a variância entre riachos; ver equação 12.2 em Borenstein et al., 2009]. O tamanho de efeito médio ponderado ( $z_{++}$ ) foi então calculado pela equação  $z_{++} = \sum_{i=1}^k z_i W_i / \sum_{i=1}^k W_i$ . Para testar a significância do tamanho do efeito médio ponderado ( $z_{++}$ ), utilizamos um teste de permutação (com 1000 interações) descrito em Viechtbauer (2010). As funções *escalc*, *rma* e *permutest* do pacote “metafor” (Viechtbauer 2010) no ambiente R (R Core Team, 2018) foram utilizadas para todas estimativas.

Na segunda abordagem para testar as relações entre *AES* e *DIFT*, foram utilizados modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM; Zuur et al. (2009)). As comunidades locais foram incluídas nos modelos [i.e., *AES*~*DIFT*(comprimento) e *AES*~*DIFT*(peso)] como um efeito aleatório. Para isso, pressupõe que as variações aleatórias nos coeficientes (interceptos e coeficientes angulares) e uma distribuição binomial negativa (já que os dados de abundância são contagens de indivíduos). Para essas análises, foi utilizada a função *glmer.nb* do pacote “lme4” (Bates et al., 2015) no ambiente R (R Core Team, 2018).

As relações entre *AES* e *DIFT* (em módulo) não podem informar quais os valores de tamanho do corpo (se animais pequenos ou grandes) estão relacionados com a dominância. Por exemplo, relações negativas entre essas variáveis também seriam obtidas se as espécies subordinadas fossem menores que as dominantes ou se subordinadas fossem maiores que as dominantes. Assim, novamente, duas abordagens foram necessárias para testar se os grupos de espécies (dominantes e subordinadas) diferiram em termos de tamanho. Primeiro, médias e desvios padrões do tamanho (comprimento padrão e peso) foram calculadas dos indivíduos de espécies dominantes e

subordinadas para cada riacho. A estatística  $g$  de Hedges foi utilizada (e sua variância; ver equações 4.23 e 4.24 em Borenstein et al., 2009) para calcular, em cada riacho, a diferença de tamanho entre a espécie dominante e as espécies subordinadas. Posteriormente, os mesmos procedimentos descritos acima foram aplicados para calcular o tamanho de efeito acumulado usando, no entanto, os valores de  $g$  ao invés de  $z$ . As mesmas funções do pacote “metafor” (Viechtbauer 2010) em ambiente R (R Core Team, 2018), descritas acima, foram utilizadas. Segundo, foram utilizados modelos lineares de efeitos mistos (Zuur et al. 2009) para testar se os grupos de espécies (dominantes e subordinadas) diferiram em termos de tamanho. Novamente, as comunidades locais foram incluídas nos modelos [i.e.,  $\log(\text{comprimento}) \sim \text{grupo de abundância}$  e  $\log(\text{peso}) \sim \text{grupo de abundância}$ ] como um efeito aleatório e foi assumido que variações aleatórias nos interceptos e coeficientes angulares (equação 5.11 em Zuur et al., 2009). Para essas análises, a função *lme* do pacote “nlme” foi utilizada (Pinheiro et al. 2018) em ambiente R (R Core Team, 2018).

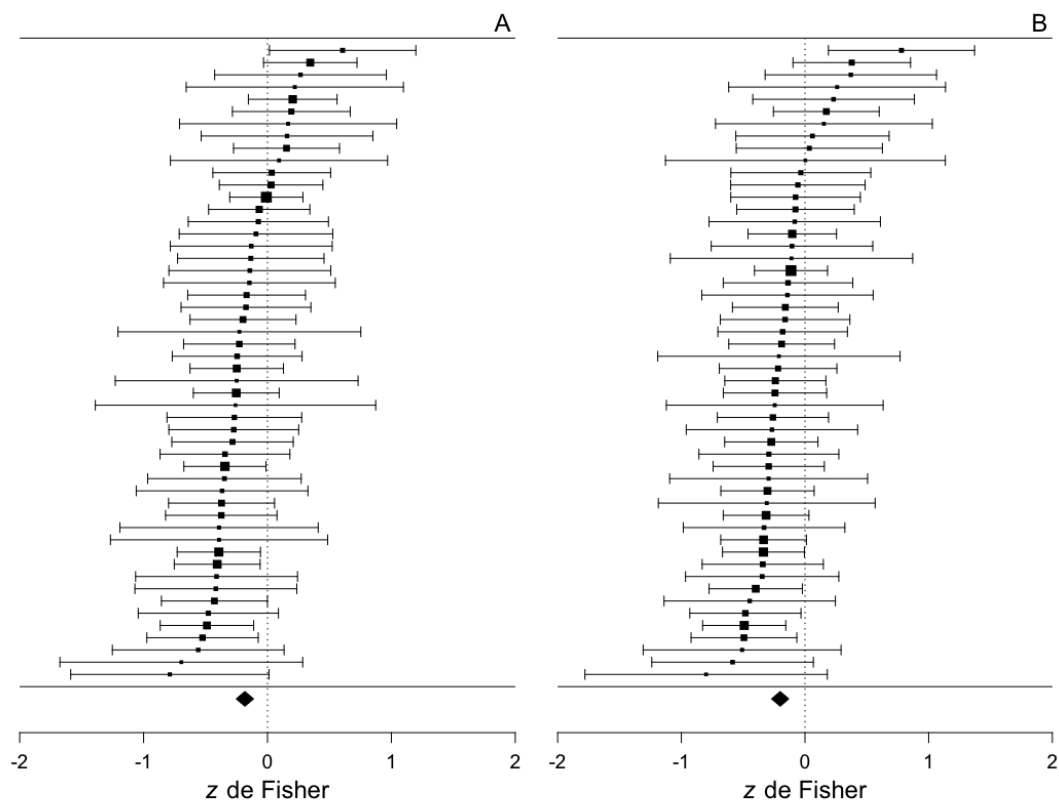
### 3.3 Resultados

A riqueza local de espécies nos riachos variou entre 4 e 48. Já a abundância total, em cada riacho, variou entre 25 indivíduos e 1.234 indivíduos. As espécies com maiores abundâncias totais registradas foram *Knodus breviceps*, *Astyanax goyacensis* e *Characidium zebra* (883, 537, e 450 indivíduos, respectivamente). Nesses riachos as espécies dominantes geralmente pertencem a família Characidae (e.g., *Knodus breviceps*, *Hemigrammus cf. rodwayi*, *Odontostilbe* sp. e *Serrapinus* sp.).

Não foi possível estimar a variância da estatística  $z$  em dois riachos porque a riqueza de espécies subordinadas foi igual a 3. Assim, o tamanho de efeito acumulado ( $z_{++}$ ), avaliando a correlação entre *AES* e *DIFT*, foi estimado com uma amostra de 52



riachos. Para comprimento padrão, foram encontradas relações negativas entre essas variáveis em 40 riachos e, portanto, relações positivas foram encontradas em apenas 12 riachos (Fig. 2A). O tamanho do efeito acumulado, embora baixo ( $z_{++}=-0,1823$ ; erro padrão = 0,0357;  $IC_{95\%}=-0,2523, -0,1123$ ), foi altamente significativo de acordo com o teste de permutação ( $Z = -5,10$ ;  $P = 0,001$ ). A hipótese que os riachos compartilham um único tamanho de efeito não pode ser rejeitada ( $Q = 51,68$ ,  $P = 0,445$ ; onde  $Q$  é a soma de quadrados ponderada; mas ver Borenstein et al., 2009 para uma crítica sobre o uso dessa estatística). Os resultados foram similares para quando utilizamos *DIFT* baseado no peso ( $z_{++}=-0,2005$ ; erro padrão = 0,0354;  $IC_{95\%}=-0,2698, -0,1312$ ;  $Z = -5,67$ ;  $P = 0,001$ ;  $Q = 43,03$ ;  $P = 0,7785$ ; número de riachos = 52; Fig. 2B). Assim, tanto para comprimento padrão como para peso, as espécies que mais diferem das dominantes tendem a apresentar menor abundância. Os resultados dos modelos lineares generalizados de efeitos mistos também indicaram relações negativas e significativas entre *AES* e *DIFT* (Tabela 1). Portanto, com o aumento da diferença no tamanho, há um decréscimo da abundância das espécies subordinadas.

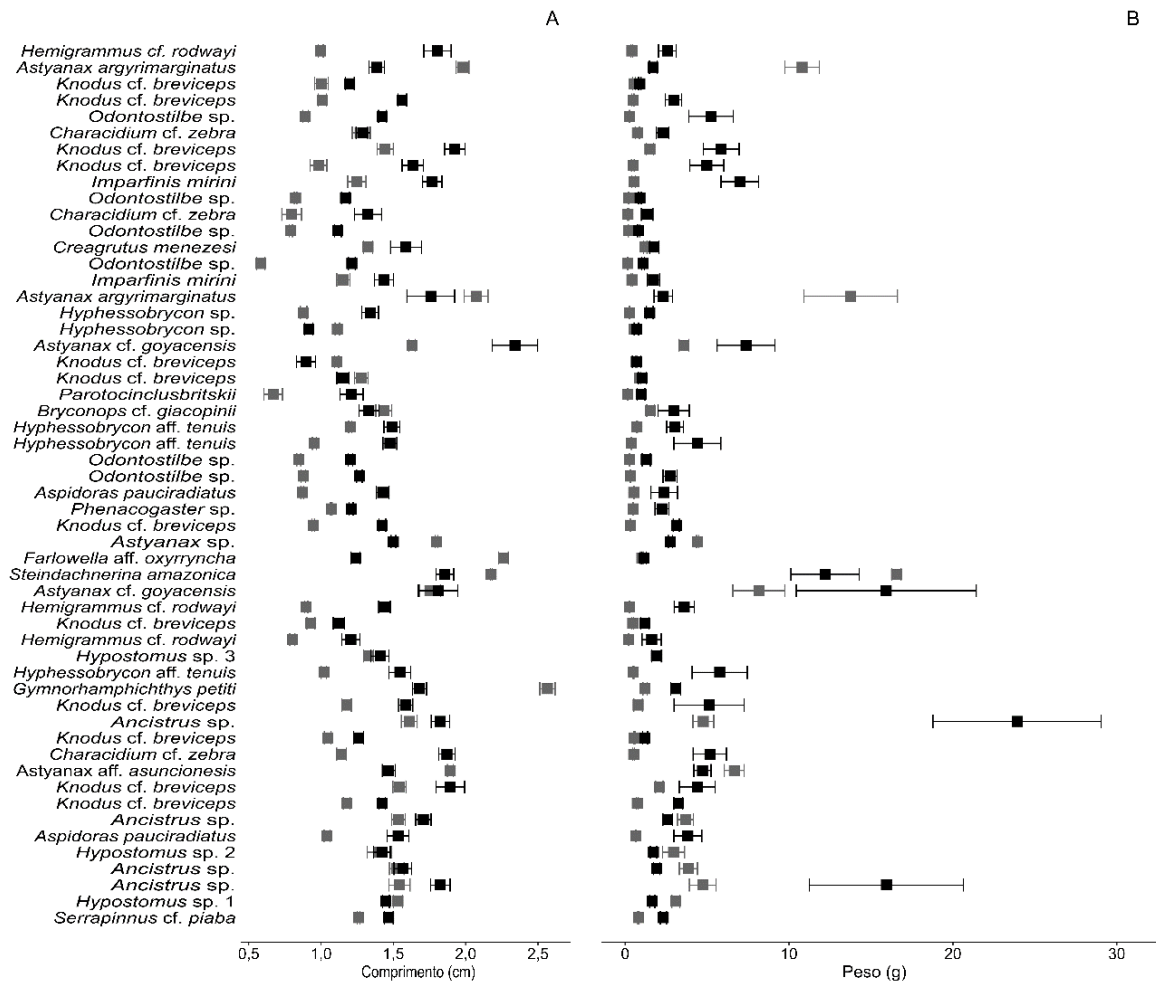


**Fig. 2** Estatísticas  $z$  ( $\pm$  intervalo de confiança a 95%) de Fisher mensurando a correlação entre diferença no tamanho (dominante-subordinada) e abundância de espécies subordinadas (um resultado por riacho). Os testes foram baseados em diferenças no comprimento padrão (A) e peso (B). Os resultados foram ordenados pelo tamanho do efeito em ordem decrescente. Os tamanhos de efeito médios ( $z_{++}$ ) são apresentados como losangos.

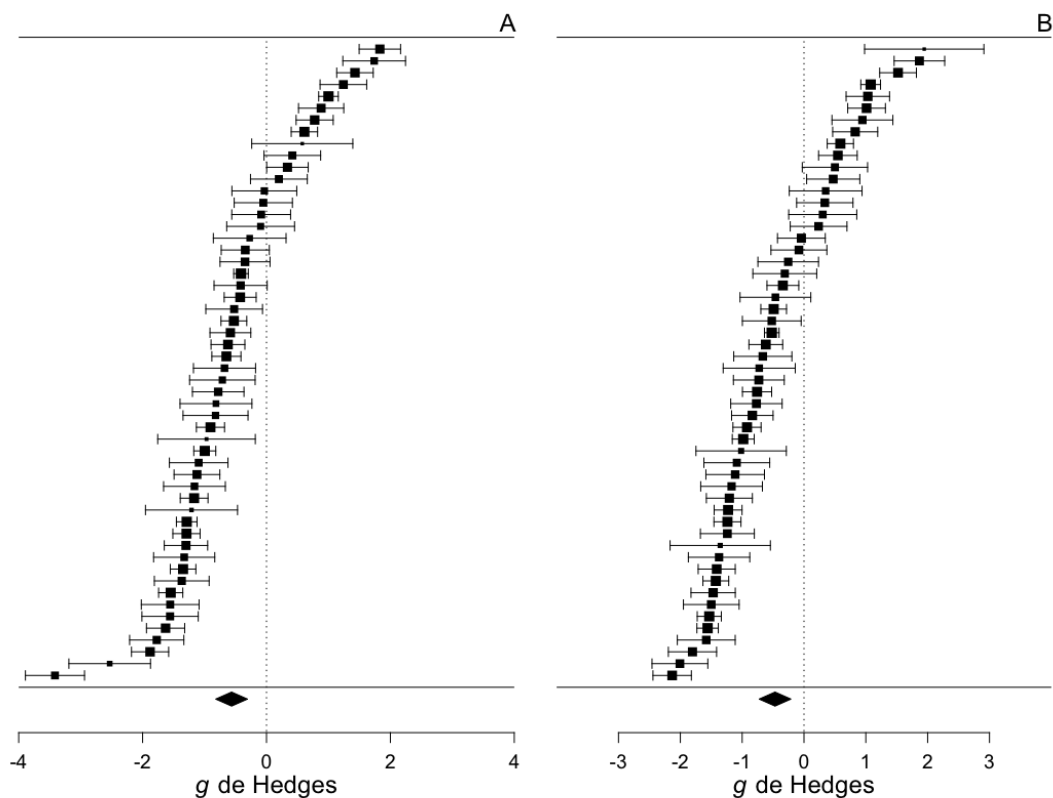
**Tabela 1** Resultados dos modelos lineares generalizados de efeitos mistos (estimativas médias) avaliando as relações entre abundância das espécies subordinadas (variável resposta) e diferenças de tamanhos corporais (comprimento e peso) entre espécies dominantes e subordinadas (*DIFT*).

	Coeficiente	Erro Padrão	Z	P
Intercepto	2,18	0,12	18,28	0,0000
<i>DIFT</i> (Comprimento)	-1,46	0,28	-5,18	0,0000
Intercepto	2,21	0,12	18,92	0,0000
<i>DIFT</i> (Peso)	-0,61	0,11	-5,49	0,0000

As espécies de peixes dominantes foram significativamente menores que as espécies subordinadas, tanto considerando o comprimento padrão ( $g_{++} = -0,5689$ ; erro padrão = 0,1274;  $IC_{95\%} = -0,8186, -0,3192$ ;  $Z = -4,4652$ ;  $P = 0,001$ , Fig. 3A e 4A) quanto o peso ( $g_{++} = -0,4683$ ; erro padrão = 0,1314;  $IC_{95\%} = -0,7258, -0,2107$ ;  $Z = -3,563$ ;  $P = 0,003$ ; Fig. 3B e 4B). No entanto, houve uma elevada heterogeneidade entre os tamanhos de efeito ( $Q = 1903,09$ ;  $P = 0,0001$ , para comprimento e  $Q = 2007,14$ ;  $P = 0,0001$ , para peso; número de riachos = 54). Os resultados dos modelos lineares mistos foram condizentes com os resultados da meta-análise ao indicarem que espécies dominantes são significativamente menores que as espécies dominantes (Tabela 2).



**Fig. 3** Comprimento padrão (A) e peso (B) das espécies dominantes (quadrado cinza; média  $\pm$  erro padrão) e subordinadas (quadrado preto; média  $\pm$  erro padrão). As espécies dominantes em cada comunidade são indicas no lado esquerdo da Figura.



**Fig. 4** Estatísticas  $g$  ( $\pm$  intervalo de confiança a 95%) de Hedges mensurado a diferença de tamanho entre espécies dominantes e subordinadas (um resultado por riacho). Os testes foram baseados em comprimento padrão (A) e peso (B). Os resultados foram ordenados pelo tamanho do efeito em ordem decrescente. Os tamanhos de efeito médios ( $g_{++}$ ) são apresentados como losangos. Se  $g > 0$  e se  $g < 0$  então dominantes são maiores e menores que subordinadas, respectivamente.

**Tabela 2** Resultados dos modelos lineares de efeitos mistos (estimativas médias) avaliando as diferenças de tamanho entre espécies dominantes e subordinadas por riacho. Os valores obtidos para dominantes foram tomados como referência.

	Coefficiente	Erro Padrão	g.l.	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	0,55	0,03	12679	21,70	0,0000
grupo(Subordinada)	0,09	0,02	12679	3,84	0,0001
Intercepto	-0,13	0,07	12678	-1,84	0,0661
grupo(Subordinada)	0,19	0,06	12678	3,36	0,0008

### 3.4 Discussão

Nos riachos estudados as abundâncias relativas das espécies de peixes subordinadas diminuem consistentemente com o aumento da diferença de tamanho corporal em relação à espécie dominante local. Os resultados também indicam que, em geral, a raridade está relacionada com o aumento do tamanho do corpo (em relação à espécie dominante).

Utilizando uma abordagem analítica similar àquela desenvolvida em estudos anteriores (Sugihara et al. 2003; Mouillot et al. 2007; Hidasi-Neto et al. 2020), os resultados observados (i.e., relação negativa entre *AES* e *DIFT*) são mais condizentes com a hipótese de filtragem ambiental do que com a hipótese de similaridade limitante (que seria favorecida caso obtivéssemos uma relação positiva entre *AES* e *DIFT*). Assim, as inferências para este estudo divergem, por exemplo, daquelas feitas por Mason et al. (2008), especialmente porque esses autores, após estudarem seis comunidades de peixes em lagos da França, afirmam que a similaridade limitante, diretamente derivada da teoria da competição, tende a ser uma lei ecológica geral. Eles também argumentaram que a escassez de evidências (apoiando a similaridade limitante)

pode estar mais relacionada com aspectos metodológicos (e.g., uso de análises de co-ocorrência apenas) do que com a falta de efeito. No entanto, a consistência das relações negativas entre *AES* e *DIFT* que foram observadas na amostra de 52 riachos sugere que a generalização feita por Mason et al. (2008) pode ser prematura. Os resultados não são suficientes para excluir a hipótese de que interações competitivas podem determinar a distribuição da abundância entre as espécies, mas sugerem, como discutido acima, que o efeito da filtragem ambiental tende a ser mais forte. Estudos recentes em cinco regiões (Belize, Benin, Brasil, Camboja e EUA) também apoiam o papel preponderante de filtros ambientais na estruturação das comunidades de peixes em riachos (Bower and Winemiller 2019b, a).

As análises complementares, comparando o tamanho médio de espécies subordinadas e dominantes em cada comunidade local, revelam claramente que menores tamanhos corpóreos estão relacionados com a dominância em riachos. A adaptabilidade de pequenos tamanhos em riachos (para uma espécie em particular) pode estar relacionada a eficiência na utilização de pequenas presas e *habitats* específicos (Wilson et al. 2003). Ademais, alguns estudos demonstraram que em populações de salmonídeos (em riachos temperados) os menores indivíduos tendem a ter maiores taxas de sobrevivência (Carlson et al. 2004, 2008). Por outro lado, estudos sobre a sobrevivência diferencial dependente do tamanho do corpo são raros em ambientes tropicais e, em geral, sabemos apenas que as comunidades de peixes em riachos são compostas por indivíduos com pequenos tamanhos corpóreos. Esses resultados podem ser explicados por diversos fatores que limitam a ocorrência de grandes indivíduos nas comunidades locais, tais como, baixa profundidade da coluna da água, escassez de grandes refúgios e elevadas taxas de predação em ambientes rasos (Power, 1984; Harvey & Stewart, 1991; ver revisão em Matthews, 1998). No entanto, outros processos que atuam em maiores

escalas espaciais podem explicar os resultados encontrados. Por exemplo, em um estudo recente, Ilha et al. (2018) demonstraram que peixes em riachos amazônicos que sofreram desmatamento apresentaram menores tamanhos de corpo quando comparados com riachos preservados. Os autores relacionaram esse resultado com o aumento da temperatura da água em riachos impactados pelo desmatamento. Assim, a redução do tamanho corpóreo das populações de peixes com o aumento da temperatura da água de riachos, após o desmatamento da vegetação ripária, também é um processo que poderia explicar os resultados obtidos neste estudo.

O tamanho de efeito da relação entre abundância das espécies subordinadas e diferença de tamanho (dominante-subordinadas), embora altamente significativo, não foi elevado (Figura 1). Esse resultado ocorreu porque, nas diferentes comunidades locais, as espécies mais raras frequentemente apresentaram abundâncias iguais (fato comumente observado numa curva de ranque da abundância; e.g., Murray et al., 1999). Assim, para um mesmo valor de abundância das espécies subordinadas (*AES*), em geral, as mais raras, uma grande variação em *DIFT* foi observada. Por outro lado, o tamanho de efeito foi muito maior quando (i) utilizado um critério inequívoco para separar as espécies de acordo com suas abundâncias em cada comunidade local (i.e., espécie dominante versus demais espécies) e (ii) comparado o tamanho do corpo entre esses grupos. Por exemplo, os valores da estatística  $g_{++}$  de Hedges obtidos para esse estudo podem ser classificados como médios usando a regra de polegar de Cohen (1977). Esses resultados indicam que a capacidade de prever *AES* em função de *DIFT* pode ser limitada, entretanto, podemos prever com elevada confiança que o tamanho médio dos indivíduos aumentará na direção inversa da abundância (de dominantes para raras).

Concluindo, os resultados são mais condizentes com a hipótese de filtragem ambiental do que com a hipótese de similaridade limitante uma vez que espécies com



menores abundâncias tenderam a diferir mais da espécie dominante em termos de um atributo chave em ecologia de comunidades que é o tamanho do corpo. Eles também demonstram que as espécies dominantes em riachos tendem a ter menores tamanhos corpóreos do que as espécies subordinadas. Diferentes características ambientais de riachos (e.g., reduzida profundidade, escassez de refúgios de grandes dimensões, maiores taxas de predação) podem explicar as menores abundâncias de espécies com maiores tamanhos de corpo. Em termos gerais, os resultados demonstram, assim como em vários outros estudos (e.g., Bower & Winemiller, 2019b, 2019a; Ford & Roberts, 2020), a importância de usar atributos das espécies em estudos de ecologia de comunidades.

## REFERÊNCIAS

- Abilhoa V, Duboc LF, Azevedo Filho DP de (2008) A comunidade de peixes de um riacho de floresta com araucária, alto rio Iguaçu, sul do Brasil. *Rev Bras Zool* 25:238–246. doi: 10.1590/S0101-81752008000200012
- Borenstein M, Hedges L V., Higgins JPT, Rothstein HR (2009) *Introduction to Meta-Analysis*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK
- Bower LM, Winemiller KO (2019a) Fish assemblage convergence along stream environmental gradients: an intercontinental analysis. *Ecography (Cop)* 42:1691–1702. doi: 10.1111/ecog.04690
- Bower LM, Winemiller KO (2019b) Intercontinental trends in functional and phylogenetic structure of stream fish assemblages. *Ecol Evol* 9:13862–13876. doi: 10.1002/ece3.5823
- Carlson SM, Hendry AP, Letcher BH (2004) Natural selection acting on body size,

- growth rate and compensatory growth: An empirical test in a wild trout population. *Evol Ecol Res* 6:955–973
- Carlson SM, Olsen EM, Vøllestad LA (2008) Seasonal mortality and the effect of body size: A review and an empirical test using individual data on brown trout. *Funct Ecol* 22:663–673. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01416.x
- Cohen M (1977) Contextual analysis: an approach to the study of philosophic arguments. *Metaphilosophy* 8:3–20. doi: 10.1111/j.1467-9973.1977.tb00259.x
- Ferreira F, Petreire-Jr. M (2008) Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models. *Brazilian J Biol* 68:1003–1012. doi: 10.1590/S1519-69842008000500008
- Ford BM, Roberts JD (2020) Functional traits reveal the presence and nature of multiple processes in the assembly of marine fish communities. *Oecologia* 192:143–154. doi: 10.1007/s00442-019-04555-1
- Harvey BC, Stewart AJ (1991) Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia* 87:336–342. doi: 10.1007/BF00634588
- Hidasi-Neto J, Bini LM, Siqueira T, Cianciaruso MV (2020) Ecological similarity explains species abundance distribution of small mammal communities. *Acta Oecologica* 102:103502. doi: 10.1016/j.actao.2019.103502
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, USA
- Ilha P, Schiesari L, Yanagawa FI, et al (2018) Deforestation and stream warming affect body size of Amazonian fishes. *PLoS One* 13:e0196560. doi: 10.1371/journal.pone.0196560
- Lowe-McConnell RH (1987) *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, UK

- MacArthur RH (1957) On the relative abundance of bird species. *Proc Natl Acad Sci* 43:293–295. doi: 10.1073/pnas.43.3.293
- MacArthur RH, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat* 101:377–385
- Magurran AE (2005) Species abundance distributions: pattern or process? *Funct Ecol* 19:177–181. doi: 10.1111/j.0269-8463.2005.00930.x
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, et al (2008) Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *J Anim Ecol* 77:661–669. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01379.x
- Matthews TJ, Whittaker RJ (2015) On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *J Appl Ecol* 52:443–454. doi: 10.1111/1365-2664.12380
- Matthews WJ (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Springer US, Boston, MA
- Mazzoni R, Fenerich-Verani N, Caramaschi EP (2000) Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations and communities in the Southeast of Brazil. *Rev Bras Biol* 60:205–216. doi: 10.1590/S0034-71082000000200003
- McGill BJ (2003) Does mother nature really prefer rare species or are log-left-skewed SADs a sampling artefact? *Ecol Lett* 6:766–773. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00491.x
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, et al (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett* 10:995–1015. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x
- Mouillot D, Mason NWH, Wilson JB (2007) Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities.

- Oecologia 152:729–737. doi: 10.1007/s00442-007-0688-0
- Murray BR, Rice BL, Keith DA, et al (1999) Species in the tail of rank-abundance curves. *Ecology* 80:1806. doi: 10.2307/176659
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, et al (2018) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Packag version 3.:
- Power ME (1984) Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology* 65:523–528. doi: 10.2307/1941414
- R Team Core (2018) R: A Language and environment for statistical computing
- Rodrigues-Filho CAS, Leitão RP, Zuanon J, et al (2018) Historical stability promoted higher functional specialization and originality in Neotropical stream fish assemblages. *J Biogeogr* 1345–1354. doi: 10.1111/jbi.13205
- Sugihara G, Bersier L-F, Southwood TRE, et al (2003) Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities. *Proc Natl Acad Sci* 100:5246–5251. doi: 10.1073/pnas.0831096100
- Tokeshi M (1993) Species abundance patterns and community structure. pp 111–186
- Toussaint A, Charpin N, Brosse S, Villegger S (2016) Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci Rep* 6:1–9. doi: 10.1038/srep22125
- Ueida VS, Castro RMC (1999) Coleta e fixação de peixes de riacho. In: Caramaschi EP, Mazzoni R, Peres-Neto PR (eds) *Ecologia de peixes de riachos, VI. Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, Brasil, pp 01–22
- Viechtbauer W (2010) Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *J Stat Softw* 36:1–48. doi: 10.18637/jss.v036.i03
- Wilson AJ, Hutchings JA, Ferguson MM (2003) Selective and genetic constraints on the evolution of body size in a stream-dwelling salmonid fish. *J Evol Biol* 16:584–

594. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00563.x

Winemiller KO (1991) Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecol Monogr* 61:343–365. doi: 10.2307/2937046

Winemiller KO, Agostinho AA, Caramaschi ÉP (2008) Fish ecology in tropical streams. In: Dudgeon D (ed) *Tropical Streams Ecology*, 1st edn. Academic Press, California, pp 107–140

Zuur AF, Ieno EN, Walker N, et al (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer New York, New York, NY

#### **4 É PRECISO “SAIR DA ÁGUA” PARA ENTENDER AS COMUNIDADES AQUÁTICAS? A IMPORTÂNCIA RELATIVA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES ESCALAS SOBRE A ESTRUTURA DE PEIXES DE RIACHOS**

##### **RESUMO**

A utilização de variáveis obtidas em diferentes escalas espaciais tem sido recomendada para aumentar o poder de explicação de modelos ambientais que buscam explicar as variações nas estruturas das comunidades locais. Neste estudo, foi testado a importância relativa de variáveis ambientais obtidas em diferentes escalas (locais e de paisagem) sobre a estrutura de comunidades de peixes de 13 riachos de veredas. Veredas são pequenas áreas úmidas presentes no bioma Cerrado (savana brasileira). Para isso, foram amostrados os peixes utilizando pesca elétrica em 50 metros dos riachos. Foram coletados dados ambientais locais (como, tipos de substratos) e de uso do solo (vegetação natural, agricultura, pasto e outras). As dimensionalidades das matrizes de dados ambientais foram reduzidas com técnicas de ordenação e os dois primeiros eixos dessas análises foram utilizados como variáveis explanatórias em modelos de partição da variância (além de variáveis espaciais). A matriz de abundância das espécies por local foi nossa variável resposta. Somente as frações associadas com as variáveis locais e espaciais foram estatisticamente significativas. Esses resultados sugerem que o efeito de variáveis de paisagem deve ocorrer principalmente quando a variação do uso do solo é mais acentuada (e.g., quando os riachos estão localizados em regiões mais preservadas até aquelas dominadas por urbanização). Estruturas como macrófitas, troncos e bancos de folhiços foram as principais variáveis no estudo, indicando a importância da estruturação dos *habitats* sobre as comunidades de peixes. Diante dos resultados, sugere que em áreas que não apresentam alterações marcantes no uso do solo, a utilização de variáveis de paisagem em estudos que buscam explicar as variações entre comunidades locais de peixes não deve ocorrer em detrimento de variáveis locais associadas com a estruturação dos *habitats*.

**Palavras-chave:** Uso do solo. Cerrado. Filtragem ambiental. estrutura de *habitats*.

***ABSTRACT***

The use of variables from different spatial scales has been recommended to increase the explanatory power of environmental models that seek to explain community structure variation. In this study, the relative importance of local and landscape variables on the structure of fish communities in 13 streams localized in veredas, which are small wetlands in the Brazilian savannahs was tested. Sampling was done with electric fishing in reaches of 50 m. Were collected local environmental (e.g., types of substrates) and land use data (natural vegetation, agriculture, pasture and others) for each stream. Ordination methods were used to reduce the dimensionality of the environmental data matrices and used the first two axes from these analyzes as explanatory variables in variation partitioning models (in addition to spatial variables). The matrix of species abundance by site was our response variable. Only the fractions associated with the local and spatial variables were statistically significant. These results suggest that the effect of landscape variables should occur mainly when the variation in land use is more pronounced (e.g., when streams are distributed over watersheds with markedly contrasting land uses; e.g., near pristine up to highly urbanized). Structures such as macrophytes, tree trunks and litter banks were the main predictors in our study, indicating the importance of habitat structure on fish communities. In view of the results, it suggests that in areas that do not show marked changes in land use, the use of landscape variables in studies that seek to explain variation in fish communities should not occur to the detriment of local variables that indicate habitat structure.

***Keywords:*** Land use. Brazilian savannas. Environmental filtering, Habitat structure.

## 4.1 Introdução

Um número crescente de estudos tem indicado que os ecólogos que utilizam organismos aquáticos como grupos modelos para diferentes fins (e.g., testes de teorias e avaliações de impactos ambientais derivados de ações antrópicas) deveriam “sair da água” (Schlosser 1991; Soininen et al 2015). A necessidade de “sair da água” seria justificada porque, além das características ambientais locais dos ecossistemas aquáticos (e.g., variáveis estruturais, tais como, tipos de substratos, largura, profundidade e velocidade da água), variáveis obtidas nos ecossistemas terrestres adjacentes (ou na paisagem nos quais os ambientes aquáticos estão inseridos) poderiam aumentar o poder de explicar a variação da estrutura de comunidades biológicas (e.g., Hoeninghaus, Winemiller & Birnbaum, 2007). A ideia básica subjacente a essa expectativa é que as características dos ecossistemas terrestres adjacentes (e.g., variação da quantidade de vegetação ripária), em maiores escalas espaciais, influenciam sobremaneira e duradouramente as características ambientais dos ecossistemas aquáticos. Estas então influenciariam os processos ecossistêmicos e as estruturas das comunidades aquáticas (Sliva and Dudley Williams 2001; Uriarte et al 2011; Bu et al 2014; Albertson et al 2018; Staponites et al 2019).

Além da necessidade de considerar variáveis obtidas na escala da paisagem com o objetivo de melhorar o entendimento sobre os processos que estruturam as comunidades biológicas, parece existir um consenso que pouco por ser apreendido da análise, por mais detalhada que seja, de uma comunidade local isoladamente (Ricklefs 2008). Como recentemente lembrado por Brown *et al.* (2017), já em 1999, John Lawton argumentava que um grande problema da ecologia de comunidades era “...its overwhelming emphasis on localness” (Lawton 1999). Assim, de acordo com



Brown *et al.* (2017), o conceito de metacomunidades, ou seja, “um conjunto de comunidades locais ligadas pela dispersão de várias espécies que potencialmente interagem” (Leibold *et al.*, 2004), emergiu como uma resposta à crítica de Lawton (1999) e, atualmente, tem sido o arcabouço teórico predominante utilizado por ecólogos de comunidades, tanto em ambientes terrestres como em ambientes aquáticos. No contexto da teoria de metacomunidades, onde a dispersão de indivíduos das diferentes espécies pode ter um papel relevante sobre a estruturação das comunidades locais, as chamadas variáveis espaciais (obtidas a partir das coordenadas geográficas dos locais de coleta; ver Dray, Legendre & Peres-Neto, 2006; Griffith & Peres-Neto, 2006) são fundamentais. Embora a interpretação da correlação entre uma matriz de abundâncias de espécies por locais (ou seja, uma metacomunidade) e variáveis espaciais é de difícil interpretação (Peres-Neto and Legendre 2010; Smith and Lundholm 2010; Gilbert and Bennett 2010; Diniz-Filho et al 2012; Vellend et al 2014), a inclusão dessas variáveis é indispensável para controlar os efeitos da autocorrelação espacial quando o objetivo é o de testar as relações entre as variáveis ambientais (locais e obtidas na escala da paisagem) e a matriz de metacomunidades. Uma correlação significativa entre essas matrizes (i.e., metacomunidade e variáveis ambientais), após controlar o efeito das variáveis espaciais, seria uma condição necessária, mas não suficiente (especialmente com dados de presença e ausência; ver Cadotte & Tucker, 2017), para inferir processos de filtragem ambiental.

Em resumo, as variações nas estruturas das comunidades aquáticas podem ser modeladas por variáveis ambientais, obtidas em diferentes escalas ambientais? (e.g., temperatura da água, teores de nutrientes e uso do solo), e espaciais (Jackson et al 2001; Olden et al 2001; Strayer et al 2003; Sály et al 2011; Cruz et al 2013). Por exemplo, considerando as comunidades de peixes em riachos, foco do presente estudo, um

número crescente de estudos tem demonstrado a importância de variáveis ambientais obtidas em diferentes escalas na estruturação dessas comunidades (*e.g.*, Hoeninghaus *et al.*, 2007; Cunico *et al.*, 2012; Cetra, Petrere Júnior & Barrella, 2017; Barbosa *et al.*, 2019). No entanto, a grande variabilidade dos protocolos estatísticos utilizados nos estudos dificulta generalizações relacionadas com a importância relativa das diferentes escalas. Alguns estudos, por exemplo, incluíram as variáveis (ambientais) locais e de paisagem na mesma matriz explanatória (Roa-Fuentes and Casatti 2017; Montag *et al.* 2018), enquanto outros testaram os efeitos desses grupos de variáveis separadamente, mas desconsiderando os efeitos das variáveis espaciais (Cunico *et al.* 2006; Barbosa *et al.* 2019).

Nesse estudo assume-se que a melhor maneira de testar os efeitos das variáveis ambientais, obtidas em diferentes escalas, sobre a estrutura de comunidades locais de peixes consiste em considerar as três matrizes explanatórias (local, uso de solo e espacial) separadamente num único modelo de partição de variância. Para tanto, foi utilizado um conjunto de dados obtidos em riachos de veredas (Estado do Mato Grosso, Brasil). Vereda é uma fitofisionomia do Bioma Cerrado caracterizada por conter solos heteromórficos, argilosos com brejos estacionais ou permanentes originados a partir de afloramentos de lençóis freáticos e com a presença marcante de buritizais (*Mauritia vinifera* ou *Mauritia flexuosa*) associados aos campos limpos (Ribeiro & Walter 2008; Fagundes & Ferreira 2016). Uma vez que diversos estudos têm demonstrado a importância de variáveis ambientais obtidas em diferentes escalas (ver referências acima), para esse estudo é predito que os dois conjuntos de variáveis (locais e da paisagem), após controlar o efeito de variáveis espaciais, estariam significativamente relacionados com a matriz de comunidades locais. Se as comunidades forem mais fortemente relacionadas com as variáveis de uso de solo, esse estudo proveria evidência

a favor da necessidade de “sair da água”. Por outro lado, o predomínio de efeitos locais sobre a estruturação das comunidades suscitaria discussões importantes relacionadas com generalização e parcimônia.

## **4.2 Material e métodos**

### **4.2.1 Área de estudo**

As veredas estudadas estão localizadas na bacia do rio Araguaia e Rio das Mortes, Estado do Mato Grosso, Brasil (Fig. 1). O clima da região é do tipo *Aw* (Classificação de Köppen), com duas estações definidas (secas durante os períodos de inverno e verões chuvosos) (Kottek et al 2006; Alvares et al 2013). A temperatura média anual varia entre 22 °C e 25 °C e a precipitação média anual varia entre 1200 mm e 1800 mm (Alvares et al 2013). As veredas selecionadas estão distribuídas em regiões de cabeceiras das microbacias e entre 300 e 734 metros de altitude acima do nível do mar.

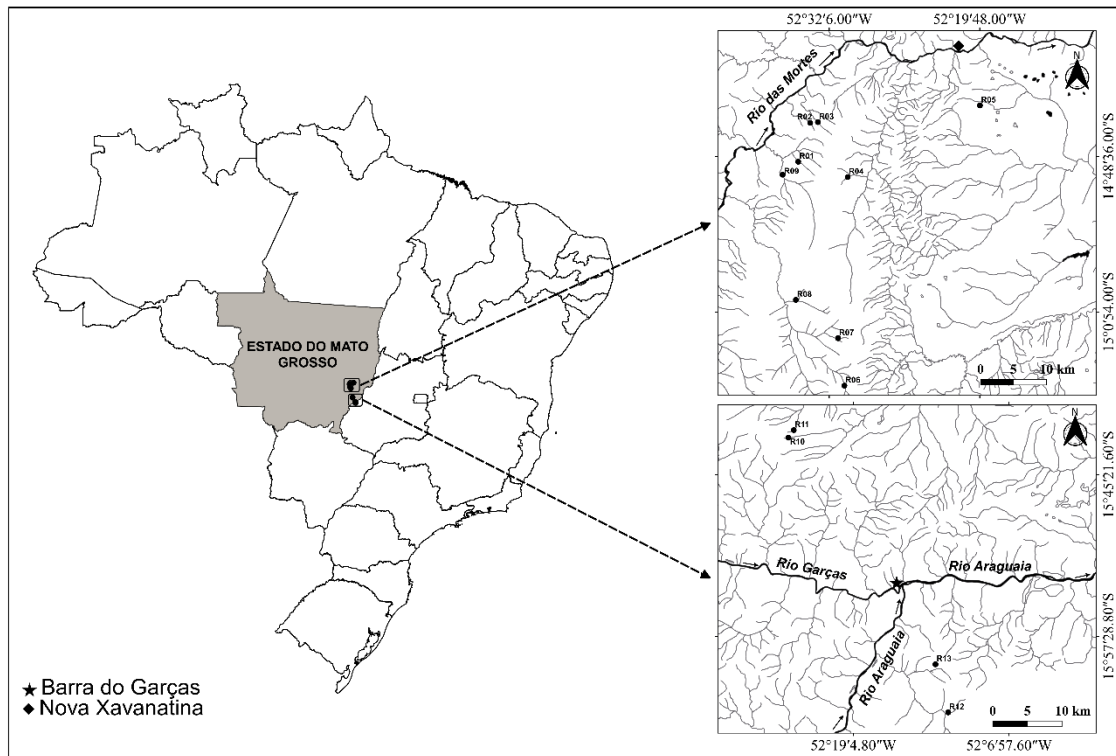


Fig.1 - Localização dos riachos de veredas amostrados na bacia do rio Araguaia e Rio das Mortes.

#### 4.2.2 Amostragem dos peixes

Foram amostrados 13 riachos de veredas (de primeira a terceira ordem de acordo com a classificação de Strahler, 1957) no período de seca dos anos 2016 ( $n = 4$ ) e 2017 ( $n = 9$ ). Em cada riacho foi delimitado um trecho de 50 metros com redes de cerco (malha com 0,3 mm entre nós). Os peixes foram coletados com método de pesca elétrica com uma única passagem no trecho selecionado e a voltagem utilizada variou de 300 a 600 volts (Mazzoni et al 2000). Os indivíduos capturados foram anestesiados e mortos seguindo os protocolos recomendados pelo Conselho Federal de Medicina Veterinária (CVM, 2012); em seguida, os peixes foram armazenados em álcool 92° GL. As coletas foram realizadas com a autorização (SISBio - N° 55110) fornecida pelo Instituto Chico Mendes da Conservação e Biodiversidade (ICMBio) e os procedimentos de coletas

foram aprovados pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Federal do Mato Grosso (CEUA/UFMT - Nº 23108.152116/2016-04).

#### 4.2.3 Dados ambientais locais

Em cada riacho, foram coletados três grupos variáveis ambientais: (i) substrato, (ii) substrato “mole” e (iii) dimensões do canal (largura e profundidade). Para isso, o trecho de 50 metros foi dividido em seis transeções equidistantes (10 metros) e, posteriormente, foi realizada a caracterização ambiental em cada parte e transeção. De acordo com o método visual proposto por Cummins (1962), e estimada a porcentagem de área do canal ocupada pelos seguintes substratos: areia, cascalho, seixos, rocha, laje, folhiço/detritos, raízes densas (i.e., formam uma superfície contínua no fundo do canal do riacho) e argila/silte. Para os substratos “moles”, seguindo a definição de Matthews (1998), foi contabilizado o número de transeções que apresentava cada tipo de substrato, portanto, os valores desses tipos variaram de 1 a 6 (dentre troncos/galhos, banco de folhiço, raízes finas, raízes grossas e macrófitas). A largura do canal foi medida utilizando uma fita métrica em cada transeção (posteriormente, uma média foi calculada para cada riacho). A profundidade do canal foi aferida com uma vara graduada em 5 locais ao longo de cada transeção, de uma margem a outra (posteriormente, uma média foi calculada para cada riacho considerando os 30 valores obtidos). A velocidade superficial da água média foi mensurada pelo método do objeto flutuante e expressa pelo tempo que o objeto flutuante levou para deslocar um percurso de 1 metro em cada transeção.

#### 4.2.4 Dados da paisagem

Para caracterizar a paisagem, foi analisado o uso e a cobertura do solo da área da microbacia à montante do local de coleta no riacho. As informações extraídas de uso e cobertura do solo são correspondentes ao ano de coleta (2016 e 2017) para cada riacho a partir da base de dados MapBiomas ([www.mapbiomas.org/pages/downloads](http://www.mapbiomas.org/pages/downloads), MapBiomas, 2019) com a função *ClassStat* implementada no pacote SDMTools (VanDerWal et al 2019). Foram coletadas cinco variáveis: vegetação natural, agricultura, pasto, mosaico de agricultura e pasto, rios e lagos. A classificação e medidas de uso e cobertura do solo foram realizadas a partir de um mosaico de imagens do satélite Landsat (30 x 30 m). Informações detalhadas do tratamento, classificação e origens das imagens podem ser acessadas no MapBiomas General “Handbook” (<https://mapbiomas.org/atbd-3>; MapBiomas, 2019).

#### 4.2.5 Variáveis espaciais

As variáveis espaciais foram representadas pelas coordenadas geográficas (latitude e longitude) dos locais de coleta. Não foi utilizado métodos baseados em autovetores espaciais (Dray et al 2006), como comumente feito em estudos de metacomunidades, por causa do reduzido número de locais de coleta (Sattler et al 2010).

#### 4.2.6 Análises estatísticas

Os dados ambientais e da paisagem, foram previamente log-transformados e padronizados. Após, matrizes de distância Euclidiana foram calculadas entre os locais de coleta (separadamente para cada conjunto de dados) e essas matrizes foram utilizadas em Análises de Coordenadas Principais (PCoA) para reduzir, separadamente, as dimensionalidades dos dados ambientais e da paisagem. Esse procedimento também é

aconselhável para evitar problemas de multicolinearidade (Dormann et al 2013). Para tanto, utilizamos a função *cmdscale* do pacote *stats* (R Core Team, 2018). Os dois primeiros eixos das PCoAs obtidos para cada conjunto (dados ambientais e de uso do solo) foram retidos e utilizados como matrizes explanatórias nas análises futuras. Para fazer os gráficos de ordenação (*biplot*), foram calculadas correlações de Pearson entre as variáveis originais e os eixos das PCoAs. Para confecção dos gráficos foram utilizadas as funções disponíveis no pacote *ggplot2* (Wicham 2009).

Para quantificar a importância relativa das matrizes explanatórias (variáveis ambientais, de uso de solo e espaciais) para a estruturação das comunidades de peixes de riachos de veredas, usamos a análise de redundância parcial (*pRDA*). Para essa análise, foi utilizada a matriz de abundância das espécies transformada em Hellinger como variável resposta. A significância das frações foi testada com 999 permutações e utilizando os procedimentos descritos em Peres-Neto *et al.* (2006). Para essas análises, foram utilizadas as funções *varpart* e *rda* do pacote *vegan* (Oksanen et al 2019). Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team, 2018) e adotado o nível de significância de 5 %.

## 4.3 Resultados

### 4.3.1 Variáveis ambientais e da paisagem

Os substratos com maiores proporções nos riachos de veredas foram, areia (média  $\pm$  desvio padrão;  $39,590 \pm 34,034$ ), argila/silte ( $28,321 \pm 27,777$ ) e laje ( $21,026 \pm 35,437$ ). Raízes grossas, macrófitas e troncos ocorreram, em média, em  $3,615 (\pm 1,85)$ ,  $2,923 (\pm 2,50)$  e  $1,615 (\pm 1,39)$  transeções. Os valores médios de profundidade, largura e velocidade da água foram iguais a  $0,356 \text{ m} (\pm 0,237)$ ,  $2,143 \text{ m} (\pm 1,518)$ ,  $0,149 \text{ m/s}$

( $\pm 0,117$ ), respectivamente (Apêndice C). Os dois primeiros eixos da PCoA explicaram 48,50% da variabilidade dos dados ambientais (Fig. 2). As principais variáveis ambientais correlacionadas com o primeiro eixo da PCoA foram macrófitas ( $r = 0,873$ ), argila/silte ( $r = 0,419$ ), largura do riacho ( $r = 0,499$ ), raízes grossas ( $r = -0,815$ ), troncos ( $r = -0,886$ ) e velocidade da água ( $r = -0,691$ ). As principais variáveis correlacionadas com o segundo eixo da PCoA foram cascalho ( $r = 0,543$ ), banco de folhiço ( $r = 0,704$ ), argila/silte ( $r = 0,641$ ), raízes densas ao fundo ( $r = -0,641$ ), velocidade da água ( $r = -0,567$ ) e laje ( $r = -0,587$ ).

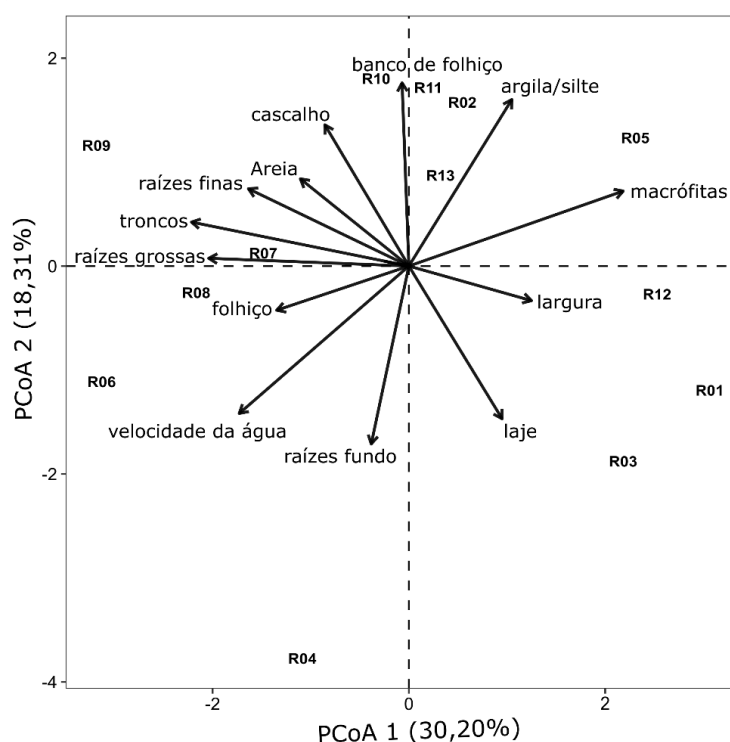


Fig. 2 – Escores da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com as variáveis ambientais (substrato, substrato mole e dimensões do canal) coletadas em riachos de veredas da bacia do rio Araguaia. As variáveis rocha e largura foram omitidas porque a primeira estava autocorrelacionada com raízes finas (i.e., setas sobrepostas) e a segunda



fracamente correlacionada com os eixos (eixo 1: -0,102 e eixo 2: 0,019). R1-R13: riachos.

A maior proporção das áreas das microbacias acima do ponto de coleta é coberta por pastagens ( $39,662 \pm 33,305$ ), vegetação natural ( $37,770 \pm 27,768$ ) e agricultura ( $19,307 \pm 25,179$ ; Tabela S1). Para os dados de paisagem, os dois primeiros eixos da PCoA explicam 68,90% da variação dos dados (Fig. 3). As principais variáveis que diferenciaram os riachos ao longo do primeiro eixo da PCoA, de acordo com as variáveis de paisagem, foram pastagem ( $r = 0,900$ ), vegetação natural ( $r = -0,803$ ), agricultura e pasto ( $r = -0,588$ ). Ao longo do segundo eixo, as principais variáveis foram variável agricultura ( $r = 0,687$ ), rios e lagos ( $r = -0,633$ ).

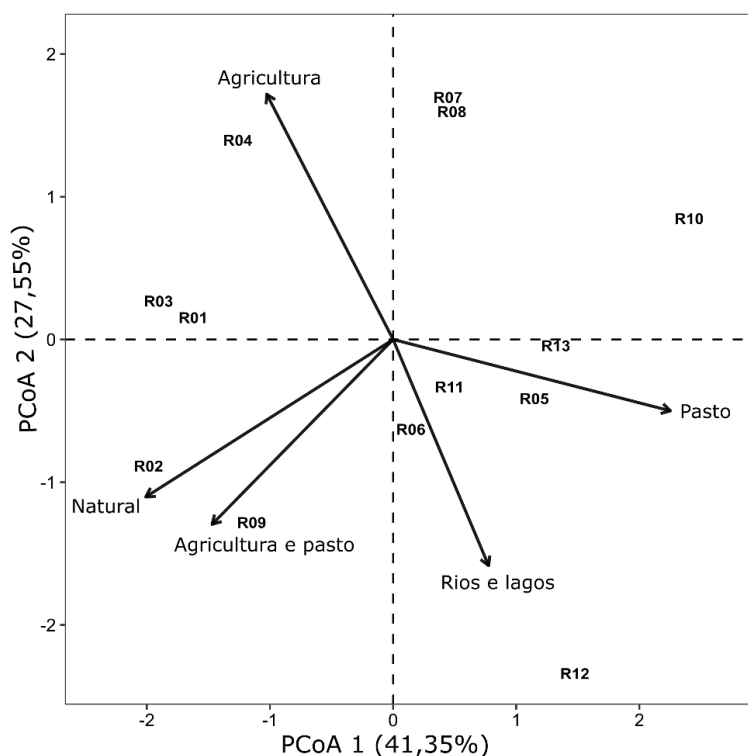


Fig. 3 – Escores da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com as variáveis de uso de solo de veredas na bacia do rio Araguaia. R1-R13: riachos.

#### 4.3.2 Estrutura das comunidades de peixes e partição da variância

Foram coletados 1.188 indivíduos, divididos em 31 espécies, que pertencem a 16 famílias e a oito ordens de peixes. A riqueza variou de uma a 18 espécies e a abundância de cinco a 300 indivíduos. *Melanorivulus zygonectes* (Myers, 1927) foi a espécie com a maior abundância nas coletas (Apêndice D).

As matrizes explanatórias explicaram 56,3% da variação total da estrutura das comunidades de peixes dos riachos analisados (Fig. 4). A fração explicada pelas variáveis ambientais foi significativa ( $F_{2,6} = 2,931$ ;  $p = 0,035$ ; Fig. 5). No entanto, a fração explicada pelas variáveis de paisagem não foi significativa ( $F_{2,6} = 1,009$ ;  $p = 0,485$ ). Por fim, a fração explicada pelo espaço foi significativa ( $F_{2,6} = 2,623$ ;  $p = 0,027$ ).

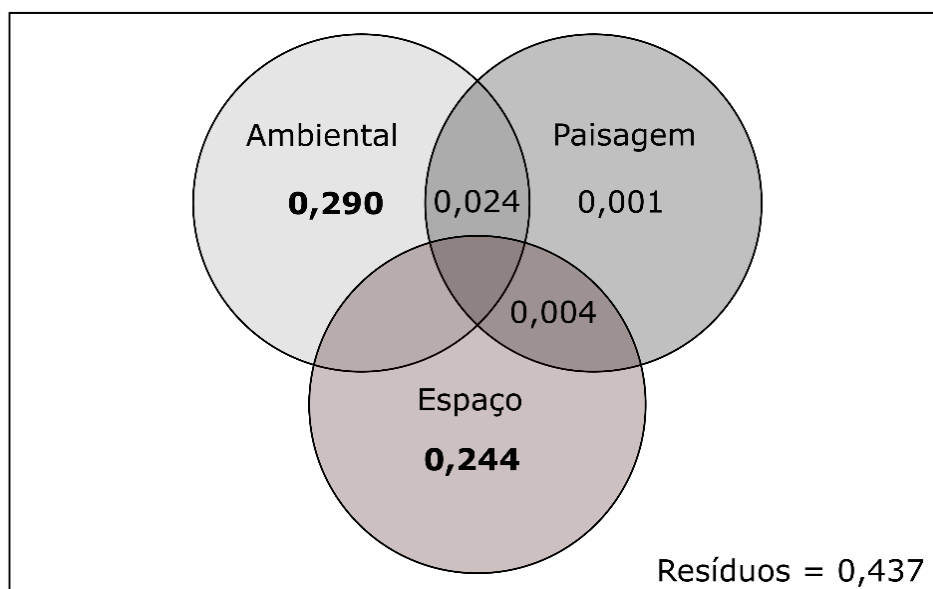


Fig. 4 - Partição da variância da matriz de comunidades de peixes em riachos de veredas. Valores em negrito indicam a frações significativas ( $P \leq 0,05$ ).

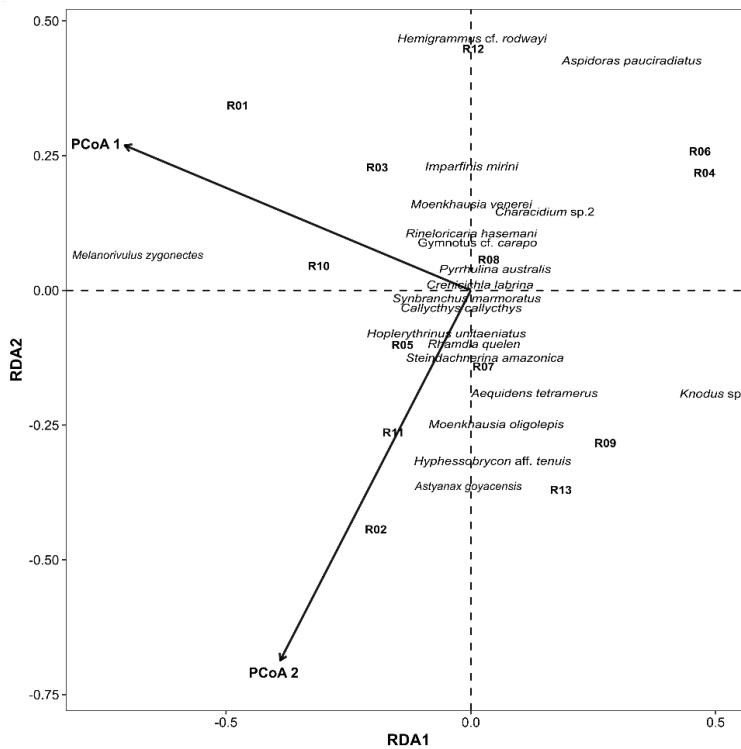


Fig. 5 – Triplot parcial da análise de redundância parcial (*p*RDA) com eixos da análise de coordenadas principais (PCoA) com variáveis ambientais locais. Foram apresentadas no gráfico apenas as espécies com maiores correlações com os eixos da *p*RDA.

#### 4.4 Discussão

Os riachos de veredas apresentaram baixa riqueza local de espécies. Por exemplo, foram registrados apenas três riachos com mais de 10 espécies de peixes (11, 12 e 18; respectivamente). Quando comparadas aos riachos presentes nas porções baixas das drenagens, a riqueza local registrada de espécies de peixes pode variar entre 4 e 82 (Melo, Machado & Pinto-Silva, 2004; Matos, Carmo & Melo, 2013). Para os riachos do mundo, em geral, são encontradas de 5 a 18 espécies de peixes por local (Matthews 1998). Os riachos de veredas estão, em geral, inseridos nas porções superiores da rede hidrográfica (riachos de cabeceira). Várias características de riachos de cabeceira

contribuem para baixas riquezas de espécies, tais como, reduzida dimensão, baixa heterogeneidade de habitat e barreiras (e.g., cachoeiras; Vannote *et al.*, 1980; Matthews, 1998; Tonkin *et al.*, 2017; Zbinden & Matthews, 2017).

Neste estudo foram testados os efeitos de variáveis ambientais, de uso de solo e espaciais sobre a estruturação das comunidades de peixes em riachos. Os resultados indicam que fatores ambientais e espaciais foram significativamente relacionados com a matriz de abundância de espécies. Por outro lado, as variáveis de paisagem apresentaram baixos valores de explicação e não contribuíram significativamente com a estruturação das comunidades. Os resultados encontrados coadunam com aqueles de outros estudos que testaram a importância relativa de fatores locais, da paisagem e espaciais sobre a organização das comunidades de peixes (Roa-Fuentes and Casatti 2017; Montag *et al.* 2018). Roa-Fuentes & Casatti (2017), para 43 comunidades na região de Mata Atlântica, e Montag *et al.* (2018), para 71 comunidades de peixes de riachos na Amazônia, por exemplo, encontraram explicações significativas para as frações ambientais (10% e 14%) e espaciais (3% para ambos), mas não para a de paisagem (0,01 e 0; respectivamente). Resultados similares também foram observados em riachos da América do Norte (Hoeinghaus *et al.*, 2007), e da Europa (Feld *et al.* 2016). Em geral, essas evidências sugerem que não seria necessário “sair da água” para explicar as estruturas das comunidades locais em ecossistemas aquáticos.

Seria precoce afirmar, no entanto, que não é necessário ir “em terra” para explicar a estruturação das comunidades aquáticas uma vez que outros estudos encontraram relações significativas entre comunidades de peixes e variáveis ambientais e da paisagem (e.g., Cunico *et al.*, 2012). Por exemplo, frações significativas unicamente relacionadas com as variáveis de paisagem podem variar entre 9 % (Barbosa *et al.*, 2019) e 25 % (Sály *et al.*, 2011). No entanto, é importante ressaltar que

esses estudos não incluíram variáveis espaciais nos modelos de partição de variância e, portanto, os níveis de significância podem ser enviesados pela falta de controle da autocorrelação espacial (Peres-Neto and Legendre 2010). Além disso, para esses estudos, as frações associadas com as variáveis ambientais locais foram maiores que aquelas associadas com as variáveis de paisagem (e.g., 40,9 % no estudo de Sály *et al.*, 2011 e 12 % no estudo de Barbosa *et al.*, 2019).

As alterações específicas da paisagem e os gradientes de conversão de *habitats* também podem explicar as variações da fração associada com as variáveis de paisagem. Variações da paisagem caracterizadas pela ocorrência de mosaicos de vegetação natural e áreas agrícolas podem ser insuficientes para causar mudanças substanciais nas condições locais e estruturas das comunidades (Roa-Fuentes and Casatti 2017; Montag *et al.* 2018; Barbosa *et al.* 2019). Por outro lado, quando os gradientes são intensificados (por exemplo, riachos localizados em áreas com predomínio de vegetação natural até aqueles inseridos em áreas urbanas), os efeitos de variação da paisagem seriam detectados com maior frequência (Casatti *et al.*, 2009; Sály *et al.*, 2011; Cunico *et al.*, 2012; Tóth *et al.*, 2019). Em resumo, a importância de “sair da água” em estudos que buscam testar os efeitos de gradientes ambientais sobre a estrutura de comunidades de peixes pode depender da amplitude desses gradientes e dos tipos de alterações (e.g., conversão de áreas com vegetação natural para áreas agrícolas ou urbanas).

Os resultados indicam a importância dos mecanismos de seleção de espécies (“*species sorting*”; Cottenie, 2005; Logue *et al.*, 2011; Soininen, 2014) associados com filtros ambientais locais na estruturação das comunidades locais de peixes. Eles coadunam, portanto, com uma extensa literatura (Sály *et al.*, 2011; Roa-Fuentes & Casatti, 2017; Cetra *et al.*, 2017; Schmera *et al.*, 2017; Montag *et al.*, 2018; López-Delgado, Winemiller & Villa-Navarro, 2020; para resultados que mostram

padrões contrários veja Ferreira *et al.*, 2014). Dentre as variáveis analisadas, a estruturação dos *habitats* promovida por macrófitas, raízes, troncos e bancos de folhiços foi o principal fator nos riachos observados. Por exemplo, várias espécies ocorreram preponderantemente em riachos com macrófitas aquáticas e banco de folhiço (*Melanorivulus zygonectes*, *Plesiolebias larcedai*, e *Hoplerythrinus unitaeniatus*), a troncos e raízes (*Rhamdia quelem*, *Aequidens tetramerus*, e *Knodus* sp.). Essas estruturas “moles” (de acordo com Matthews, 1998), em geral, podem estruturar as comunidades locais de peixes ao fornecer locais de forrageamento e proteção (Matthews, 1998; Zeni & Casatti, 2014; Quirino *et al.*, 2015).

Mesmo utilizando apenas coordenadas geográficas como variáveis espaciais, ao contrário de outros estudos sobre ecologia de metacomunidades que utilizam métodos baseados em autovetores para gerar essas variáveis (e.g., Teresa *et al.*, 2016; Cetra *et al.*, 2017; Vieira & Tejerina-Garro, 2020), foi encontrado uma elevada fração espacial. A estruturação espacial pode estar relacionada com processos de dispersão (onde comunidades locais geograficamente próximas seriam mais similares por causa da movimentação dos indivíduos entre elas). Efeitos de variáveis ambientais espacialmente estruturadas, não utilizadas em neste estudo, também poderiam, no entanto, resultar numa elevada fração espacial (Peres-Neto and Legendre 2010). Finalmente, com o pressuposto inverossímil (em muitos estudos, incluindo o nosso) de que todas as variáveis ambientais importantes foram mensuradas e que interações biológicas são negligenciáveis, uma elevada fração espacial pura poderia indicar processos neutros (Vellend *et al.* 2014). Nesse estudo, as coordenadas geográficas foram utilizadas com o objetivo primário de controlar o efeito estatístico da autocorrelação espacial ao estimar as relações entre as matrizes de dados biológicos e ambientais (Griffith and Peres-Neto 2006). No entanto, considerando a baixa conectividade dos riachos de vereda que nós

analisamos, a dispersão limitada pode explicar a elevada fração espacial que foi observada.

As tecnologias de sensoriamento remoto permitem a obtenção de variáveis da paisagem com relativa facilidade. Além disso, em regiões com baixo conhecimento da biodiversidade, há a necessidade de encontrar variáveis correlacionadas com a biodiversidade obtidas com essas tecnologias (para fins aplicados, tais como, regionalização e delineamento de programas de monitoramento). No entanto, variáveis ambientais locais e espaciais foram substancialmente mais importantes do que as variáveis da paisagem em vários estudos (incluindo o nosso). Assim, a utilização de variáveis de paisagem em estudos que buscam explicar as variações entre comunidades locais de peixes, em termos de abundância e composição, não deve ocorrer em detrimento de variáveis locais associadas com a estruturação dos *habitats* (principalmente em áreas que não são influenciadas por modificações extremas da paisagem; e.g., urbanização).

## REFERÊNCIAS

- Albertson LK, Ouellet V, Daniels MD (2018) Impacts of stream riparian buffer land use on water temperature and food availability for fish. *Journal of Freshwater Ecology* 33:195–210. doi: 10.1080/02705060.2017.1422558
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Barbosa H de O, Borges PP, Dala-Corte RB, et al (2019) Relative importance of local and landscape variables on fish assemblages in streams of Brazilian savanna.

- Fisheries Management and Ecology 26:119–130. doi: 10.1111/fme.12331
- Brown BL, Sokol ER, Skelton J, Tornwall B (2017) Making sense of metacommunities: dispelling the mythology of a metacommunity typology. *Oecologia* 183:643–652. doi: 10.1007/s00442-016-3792-1
- Bu H, Meng W, Zhang Y, Wan J (2014) Relationships between land use patterns and water quality in the Taizi River basin, China. *Ecological Indicators* 41:187–197. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.02.003
- Cadotte MW, Tucker CM (2017) Embracing the nonindependence of the environmental filter: a reply to responses. *Trends in Ecology & Evolution* 32:886–887. doi: 10.1016/j.tree.2017.09.015
- Casatti L, de Ferreira CP, Carvalho FR (2009) Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: An assessment of two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia* 632:273–283. doi: 10.1007/s10750-009-9849-y
- Cetra M, Petreire Júnior M, Barrella W (2017) Relative influences of environmental and spatial factors on stream fish assemblages in Brazilian Atlantic rainforest. *Fisheries Management and Ecology* 24:139–145. doi: 10.1111/fme.12207
- Core RT (2018) R: A Language and environment for statistical computing.
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8:1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- Cruz BB, Miranda LE, Cetra M (2013) Links between riparian landcover, instream environment and fish assemblages in headwater streams of south-eastern Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 22:607–616. doi: 10.1111/eff.12065
- Cummins KW (1962) An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *American Midland*



Naturalist 67:477. doi: 10.2307/2422722

Cunico AM, Agostinho AA, Latini JD (2006) Influência da urbanização sobre as assembléias de peixes em três córregos de Maringá, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 23:1101–1110. doi: 10.1590/S0101-81752006000400018

Cunico AM, Ferreira EA, Agostinho AA, et al (2012) The effects of local and regional environmental factors on the structure of fish assemblages in the Pirapó Basin, Southern Brazil. *Landscape and Urban Planning* 105:336–344. doi: 10.1016/j.landurbplan.2012.01.002

Diniz-Filho JAF, Siqueira T, Padial AA, et al (2012) Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121:201–210. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19563.x

Dormann CF, Elith J, Bacher S, et al (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27–46. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x

Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for Principal Coordinate Analysis of Neighbour Matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483–493. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015

Fagundes NCA, Ferreira EJ (2016) Veredas da região sudeste: peculiaridades florísticas e estruturais e situação de conservação. *Neotropical Biology and Conservation* 11:178–183. doi: 10.4013/nbc.2016.113.07

Feld CK, Birk S, Eme D, et al (2016) Disentangling the effects of land use and geo-climatic factors on diversity in European freshwater ecosystems. *Ecological Indicators* 60:71–83. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.06.024

Ferreira FC, Silva AT Da, Gonçalves CDS, Petrere Jr. M (2014) Disentangling the influences of habitat structure and limnological predictors on stream fish

- communities of a coastal basin, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 12:177–186. doi: 10.1590/S1679-62252014000100019
- Gilbert B, Bennett JR (2010) Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology* 47:1071–1082. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01861.x
- Griffith D, Peres-Neto P (2006) Spatial modeling in ecology: The flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87:2603–2613. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2603:SMIETF]2.0.CO;2
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: Inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34:324–338. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01587.x
- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:157–170. doi: 10.1139/f00-239
- Kottek M, Grieser J, Beck C, et al (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259–263. doi: 10.1127/0941-2948/2006/0130
- Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177. doi: 10.2307/3546712
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H (2011) Empirical approaches to

- metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26:482–491. doi: 10.1016/j.tree.2011.04.009
- López-Delgado EO, Winemiller KO, Villa-Navarro FA (2020) Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than spatial factors. *Ecology* 101:1–12. doi: 10.1002/ecy.2940
- MapBiomas P (2019) Coleção 4 [versão 2.0] da série anual de mapas de cobertura e uso de solo do Brasil. <http://mapbiomas.org>. Accessed 25 Jan 2020
- Matos PR, Carmo CM do, Melo CE de (2013) Relação entre variáveis ambientais e a estrutura da comunidade de peixes em córregos das bacias do Rio das Mortes e do rio Xingu – MT, Brasil. *Biotemas*. doi: 10.5007/2175-7925.2013v26n3p139
- Matthews WJ (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Springer Science+Business. doi: 10.1007/978-1-4615-4066-3
- Mazzoni R, Fenerich-Verani N, Caramaschi EP (2000) Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations and communities in the Southeast of Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 60:205–216. doi: 10.1590/S0034-71082000000200003
- Melo CE de, Machado F de A, Pinto-Silva V (2004) Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. *Neotropical Ichthyology* 2:37–44. doi: 10.1590/S1679-62252004000100006
- Montag LFA, Winemiller KO, Keppeler FW, et al (2018) Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. *Ecology of Freshwater Fish* 1–13. doi: 10.1111/eff.12455
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2019) *vegan: Community Ecology Package*.
- Olden JD, Jackson D a., Peres-Neto PR (2001) Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127:572–585. doi: 10.1007/s004420000620

- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19:174–184. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation Partitioning of Species Data Matrices: Estimation and Comparison of Fractions. *Ecology* 87:2614–2625.
- Quirino BA, Carniatio N, Gaiotto JV, Fugi R (2015) Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquatic Ecology* 49:431–440. doi: 10.1007/s10452-015-9535-2
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, Brasília - DF, pp 151–212
- Ricklefs RE (2008) Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist* 172:741–750. doi: 10.1086/593002
- Roa-Fuentes CA, Casatti L (2017) Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. *Journal of Freshwater Ecology* 32:281–295. doi: 10.1080/02705060.2017.1287129
- Sály P, Takács P, Kiss I, et al (2011) The relative influence of spatial context and catchment- and site-scale environmental factors on stream fish assemblages in a human-modified landscape. *Ecology of Freshwater Fish* 20:251–262. doi: 10.1111/j.1600-0633.2011.00490.x
- Sattler T, Borcard D, Arlettaz R, et al (2010) Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity. *Ecology* 91:3343–3353. doi: 10.1890/09-1810.1
- Schlosser IJ (1991) Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience* 41:704–

712. doi: 10.2307/1311765

Schmera D, Árvai D, Boda P, et al (2017) Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshwater Biology* 1–12. doi: 10.1111/fwb.12973

Sliva L, Dudley Williams D (2001) Buffer zone versus whole catchment approaches to studying land use impact on river water quality. *Water Research* 35:3462–3472. doi: 10.1016/S0043-1354(01)00062-8

Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography* 33:648–655. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06105.x

Soininen J (2014) A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. *Ecology* 95:3284–3292. doi: 10.1890/13-2228.1.sm

Soininen J, Bartels P, Heino J, et al (2015) Toward more integrated ecosystem research in aquatic and terrestrial environments. *BioScience* 65:174–182. doi: 10.1093/biosci/biu216

Staponites LR, Barták V, Bílý M, Simon OP (2019) Performance of landscape composition metrics for predicting water quality in headwater catchments. *Scientific Reports* 9:14405. doi: 10.1038/s41598-019-50895-6

Strahler AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions, American Geophysical Union* 38:913. doi: 10.1029/TR038i006p00913

Strayer DL, Beighley RE, Thompson LC, et al (2003) Effects of Land Cover on Stream Ecosystems: Roles of Empirical Models and Scaling Issues. *Ecosystems* 6:407–423. doi: 10.1007/s10021-002-0170-0

Teresa FB, Souza LS de, Silva DMA da, et al (2016) Environmental constraints

- structuring fish assemblages in riffles: evidences from a tropical stream. *Neotropical Ichthyology* 14:1–6. doi: 10.1590/1982-0224-20150185
- Tonkin JD, Tachamo Shah RD, Shah DN, et al (2017) Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *Journal of Biogeography* 44:62–74. doi: 10.1111/jbi.12895
- Tóth R, Czeglédi I, Kern B, Erős T (2019) Land use effects in riverscapes: Diversity and environmental drivers of stream fish communities in protected, agricultural and urban landscapes. *Ecological Indicators* 101:742–748. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.01.063
- Uriarte M, Yackulic CB, Lim Y, Arce-Nazario JA (2011) Influence of land use on water quality in a tropical landscape: a multi-scale analysis. *Landscape Ecology* 26:1151–1164. doi: 10.1007/s10980-011-9642-y
- VanDerWal J, Falconi L, Januchowski S, et al (2019) SDMTTools: Species distribution modelling tools: Tools for processing data associated with species distribution modelling exercises. R Packag. version 1.1-221.2
- Vannote RL, Minshall WG, Cummins KW, et al (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130–137.
- Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, et al (2014) Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos* 123:1420–1430. doi: 10.1111/oik.01493
- Veterinária CF de M (2012) Guia brasileiro de boas práticas para eutanásia em animais.
- Vieira TB, Tejerina-Garro FL (2020) Relationships between environmental conditions and fish assemblages in tropical savanna headwater streams. *Scientific Reports* 10:2174. doi: 10.1038/s41598-020-59207-9
- Wicham H (2009) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New

York

- Zbinden ZD, Matthews WJ (2017) Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. *Freshwater Biology* 62:1460–1471. doi: 10.1111/fwb.12960
- Zeni JO, Casatti L (2014) The influence of habitat homogenization on the trophic structure of fish fauna in tropical streams. *Hydrobiologia* 726:259–270. doi: 10.1007/s10750-013-1772-6

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados deste estudo indicam que a filtragem ambiental é o principal mecanismo estruturador das comunidades de peixes em riachos do Cerrado. Espécies com maiores distribuições regionais foram, como esperado, mais abundantes, mas também com baixas posições e elevadas amplitudes do nicho. Em várias comunidades locais, as espécies subordinadas foram aquelas com maiores tamanhos corpóreos. Para riachos de veredas, variáveis de paisagem (uso e cobertura do solo) não foram significativamente correlacionadas com as estruturas das comunidades locais de peixes. Por outro lado, variáveis que promovem a heterogeneidade dos *habitats* (e.g., macrófitas, troncos e bancos de folhiços) foram as principais variáveis correlacionadas com essas comunidades.



**APÊNDICE A** - Descrição das características morfológicas dos peixes de acordo com a sua especialidade em natação. As descrições mais detalhadas sobre os tipos de natação e características de cada especialidade podem ser encontradas em Webb & Smith (1980), Webb (1984), Breda et al. (2005). Características morfológicas das espécies podem ser acessadas em Venere & Garutti (2011) e no FishBase (Froese & Pauly, 2019).

<b>Especialista</b>	<b>Categoria</b>	<b>Descrição</b>
Aceleração	1	O corpo é redondo, fusiforme, o pedúnculo caudal alto e curto. Por exemplo: <i>Hoplías malabaricus</i> e <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> .
Manobras	2	O corpo é alto e comprimido, pedúnculo caudal é curto, alto e fino. São menos resistentes ambientes com águas turbulentas dos riachos. Por exemplo: <i>Aequidens tetramerus</i> e <i>Heros efasciatus</i> .
Generalistas	3	O corpo pode ter formas intermediárias entre é alto, comprimido ou fusiforme e um pedúnculo caudal relativamente pequeno para tamanho corporal total. Por exemplo: <i>Astyanax goyacensis</i> e <i>Moenkhausia oligolepis</i> .
Natação sustentada periódica	4	O corpo fusiforme, alongado e o pedúnculo caudal relativamente grande. Peixes com esta forma de corpo tem menos atrito com a água. Por exemplo: <i>Leporinus</i> spp. e <i>Acestrorhynchus falcatus</i> .

## REFERÊNCIAS

- Breda L., Oliveira E.F. de & Goulart E. (2005). Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* **27**, 371–381. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v27i4.1271>
- Froese R. & Pauly D. (2019). FishBase. *version (04/2019)*
- Venere P.C. & Garutti V. (2011). *Peixes do Cerrado: Parque Estadual da Serra Azul*,

*Rio Araguaia, MT*, 1st edn. RiMa, São Carlos.

Webb P.W. (1984). Form and function in fish swimming. *Scientific American* **251**, 72–82. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0784-72>

Webb P.W. & Smith G.R. (1980). Function of the caudal fin in early fishes. *Copeia* **1980**, 559. <https://doi.org/10.2307/1444542>

**APÊNDICE B** - Estrutura taxonômica, distribuição regional e abundância total dos peixes dos riachos ( $n = 73$ ) do alto da bacia do rio Araguaia e do Rio das Mortes coletados entre os anos de 2014 e 2017.

<b>Ordem/Família/Espécie</b>	<b>Distribuição regional</b>	<b>Abundância total</b>
<b>Characiformes</b>		
<b>Acestrorhynchidae</b>		
<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch 1794)	6	6
<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Jardine 1841)	2	10
<b>Anostomidae</b>		
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch 1794)	5	5
<i>Leporinus</i> cf. <i>klausewitzi</i>	2	4
<i>Leporinus</i> sp.1	14	37
<i>Leporinus venerei</i> Britski & Birindelli, 2008	2	5
<i>Pseudanos</i> sp.	1	1
<b>Bryconidae</b>		
<i>Brycon falcatus</i> Müller & Troschel 1844	5	26
<b>Characidae</b>		
<i>Aphyocharax alburnus</i> (Günther 1869)	2	7
<i>Aphyocharax</i> sp.1	3	21
<i>Astyanax argyrimarginatus</i> Garutti, 1999	7	165
<i>Astyanax</i> aff. <i>asuncionensis</i> Géry 1972	9	132
<i>Astyanax elachylepis</i> Bertaco & Lucinda 2005	20	145,5
<i>Astyanax goyacensis</i> Eigenmann 1908	52	924,5
<i>Astyanax</i> sp.	4	274
<i>Astyanax xavante</i> Garutti & Venere 2009	1	511
<i>Bryconamericus novae</i> Eigenmann & Henn 1914	2	58
<i>Creagrutus figueiredoi</i> Vari & Harold 2001	13	101,5
<i>Creagrutus menezesi</i> Vari & Harold 2001	2	98
<i>Creagrutus seductus</i> Vari & Harold 2001	1	70
<i>Hemigrammus</i> aff. <i>levis</i> Durbin 1908	11	81
<i>Hemigrammus</i> aff. <i>ocelifer</i> (Steindachner 1882)	2	2
<i>Hemigrammus rodwayi</i> Durbin 1909	17	418
<i>Hemigrammus</i> sp.	2	2
<i>Hyphessobrycon</i> sp.	2	261
<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>tenuis</i> Géry 1964	25	609
<i>Jupiaba acanthogaster</i> (Eigenmann 1911)	13	168,5
<i>Jupiaba elassonaktis</i> Pereira & Lucinda 2007	1	39
<i>Jupiaba polylepis</i> (Günther 1864)	9	107,5
<i>Knodus</i> cf. <i>breviceps</i> (Eigenmann 1908)	47	1.924,5
<i>Knodus</i> sp.	7	91
<i>Microchemobrycon</i> sp.1	2	8

**Continuação**

	<i>Microchemobrycon</i> sp.2	1	1
	<i>Moenkhausia aurantia</i> Bertaco, Jerep & Carvalho	9	306
2011			
	<i>Moenkhausia</i> cf. <i>comma</i> Eigenmann 1908	3	25
	<i>Moenkhausia dichroura</i> (Kner, 1858)	1	2
	<i>Moenkhausia lepidura</i> (Kner 1858)	6	144
	<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther 1864)	41	340
	<i>Moenkhausia pyrophthalma</i> Costa 1994	1	1
	<i>Moenkhausia</i> sp.	1	4
	<i>Moenkhausia veneri</i> Petrolli, Azevedo-Santos &	17	238
Benine 2016			
	<i>Odontostilbe</i> sp.	17	1.554
	<i>Phenacogaster pectinatus</i> (Cope 1870)	11	47,5
	<i>Phenacogaster</i> sp.	9	641
	<i>Roeboexodon geryi</i> Myers 1960	6	28
	<i>Serrapinnus micropterus</i> (Eigenmann, 1907)	1	1
	<i>Serrapinnus</i> cf. <i>piaba</i> (Lütken 1875)	8	229
	<i>Tetragonopterus chalceus</i> Spix & Agassiz 1829	6	18
	<i>Thayeria boehlkei</i> Weitzman, 1957	1	4
	<b>Crenuchidae</b>		
	<i>Characidium mirim</i> Netto-Ferreira, Birindelli &	1	2
Buckup 2013			
	<i>Characidium</i> sp.1	2	2
	<i>Characidium</i> sp.2	1	1
	<i>Characidium</i> sp.3	2	5
	<i>Characidium</i> sp.4 “vereda”	1	1
	<i>Characidium zebra</i> Eigenmann 1909	42	512,5
	<b>Curimatidae</b>		
	<i>Curimatella immaculata</i> (Fernández-Yépez 1948)	2	2
	<i>Cyphocharax gouldingi</i> Vari 1992	20	147
	<i>Steindachnerina amazonica</i> (Steindachner 1911)	11	325
	<b>Erythrinidae</b>		
	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix & Agassiz 1829)	3	36
	<i>Hoplías</i> cf. <i>malabaricus</i> (Bloch 1794)	32	75
	<b>Gasteropelecidae</b>		
	<i>Thoracocharax stellatus</i> (Kner 1858)	1	106
	<b>Iguanodectidae</b>		
	<i>Bryconops alburnoides</i> Kner 1858	7	51,5
	<i>Bryconops</i> cf. <i>giacopinii</i> (Fernández-Yépez 1950)	15	193
	<i>Bryconops melanurus</i> (Bloch 1794)	10	45
	<b>Lebiasinidae</b>		
	<i>Pyrrhulina australis</i> Eigenmann & Kennedy 1903	8	20,5
	<b>Parodontidae</b>		
	<i>Apareiodon</i> sp.1	1	2
	<i>Apareiodon</i> sp.2	1	88

<b>Continuação</b>		
<i>Parodon pongoensis</i> (Allen 1942)	10	23,5
<b>Prochilodontidae</b>		
<i>Prochilodus nigricans</i> Spix & Agassiz 1829	2	2
<b>Serrasalminidae</b>		
<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1858	1	1
<b>Cyprinodontiformes</b>		
<b>Cynolebiidae</b>		
<i>Melanorivulus zygonectes</i> (Myers 1927)	30	715
<b>Poeciliidae</b>		
<i>Pamphorichthys araguaiensis</i> Costa, 1991	2	3
<b>Rivulidae</b>		
<i>Plesiolebias lacerdai</i> Costa, 1989	1	2
<b>Gymnotiformes</b>		
<b>Apteronotidae</b>		
<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus 1766)	15	46,5
<i>Apteronotus leptorhynchus</i> (Ellis 1912)	2	2,5
<b>Gymnotidae</b>		
<i>Electrophorus electricus</i> (Linnaeus 1766)	1	1
<i>Gymnotus</i> cf. <i>carapo</i> Linnaeus 1758	23	56
<i>Gymnotus</i> sp.	4	11
<b>Rhamphichthyidae</b>		
<i>Gymnorhamphichthys petiti</i> Géry & Vu 1964	18	138
<b>Sternopygidae</b>		
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello 1966	29	159,5
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider 1801)	17	56,5
<b>Perciformes</b>		
<b>Cichlidae</b>		
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel 1840)	27	134,5
<i>Apistogramma</i> sp.	5	19
<i>Biotodoma</i> aff. <i>cupido</i> (Heckel, 1840)	1	2
<i>Cichlasoma araguaiense</i> Kullander, 1983	1	1
<i>Cichlasoma</i> SP	1	1
<i>Crenicichla johanna</i> Heckel 1840	3	9
<i>Crenicichla labrina</i> (Spix & Agassiz 1831)	24	53
<i>Crenicichla reticulata</i> (Heckel 1840)	5	8,5
<i>Crenicichla</i> SP	3	5
<i>Heros</i> aff. <i>efasciatus</i> Heckel, 1840	1	1
<i>Laetacara araguaiae</i> Ottoni & Costa, 2009	2	4
<i>Retroculus lapidifer</i> (Castelnau, 1855)	5	12,5
<i>Retroculus</i> SP	2	8
<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel 1840)	2	3
<b>Siluriformes</b>		
<b>Aspredinidae</b>		
<i>Bunocephalus</i> SP	4	10

**Continuação**


---

<b>Auchenipteridae</b>		
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus 1766)	1	1
<b>Callichthyidae</b>		
<i>Aspidoras pauciradiatus</i> (Weitzman & Nijssen 1970)	35	562
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus 1758)	6	10
<i>Corydoras araguaiaensis</i> Sands 1990	6	57
<i>Corydoras maculifer</i> Nijssen & Isbrücker 1971	13	20,5
<b>Cetopsidae</b>		
<i>Cetopsis coecutiens</i> (Lichtenstein 1819)	10	17
<b>Heptapteridae</b>		
<i>Cetopsorhamdia</i> sp.	2	6
<i>Cetopsorhamdia</i> sp.2	1	1
<i>Imparfinis mirini</i> Haseman 1911	40	420,5
<i>Imparfinis</i> sp.	2	12
<i>Mastiglanis asopos</i> Bockmann 1994	8	43
<i>Phenacorhamdia somnians</i> (Mees 1974)	30	94,5
<i>Pimelodella</i> sp.1	24	81,5
<i>Pimelodella</i> sp.2	2	4
<i>Pimelodella</i> sp.3	20	95
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard 1824)	13	27
<b>Loricariidae</b>		
<i>Ancistrus</i> sp1	19	134,5
<i>Ancistrus</i> sp2	5	30
<i>Ancistrus</i> sp3	1	1
<i>Aphanotorulus emarginatus</i> (Valenciennes 1840)	1	1
<i>Farlowella</i> aff. <i>oxyryncha</i> (Kner 1853)	8	64
<i>Farlowella</i> aff. <i>schreitmuelleri</i> Ahl, 1937	2	28
<i>Hisonotus</i> sp.	2	19
<i>Hypoptoma gulare</i> Cope, 1878	1	2
<i>Hypostomus cochliodon</i> Kner, 1854	2	7
<i>Hypostomus faveolus</i> Zawadzki, Birindelli & Lima	6	10
2008		
<i>Hypostomus</i> sp.1	28	179,5
<i>Hypostomus</i> sp.2	3	32
<i>Hypostomus</i> sp.3	17	131
<i>Hypostomus</i> sp.4	8	38
<i>Hypostomus</i> sp.5	2	4
<i>Loricaria</i> sp.1	6	9,5
<i>Loricaria</i> sp.2	20	77
<i>Loricaria</i> sp.3	3	5
<i>Otocinclus</i> sp.	1	1
<i>Parancistrus</i> sp.	1	1
<i>Parotocinclus britskii</i> Boeseman, 1974	4	56
<i>Parotocinclus</i> sp.	1	39

---

<b>Continuação</b>		
<i>Rineloricaria hasemani</i> Isbrücker & Nijssen 1979	18	72,5
<i>Sturisoma</i> aff. <i>nigrirostrum</i> Fowler 1940	6	9
<b>Pimelodidae</b>		
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner 1858	1	1
<b>Pseudopimelodidae</b>		
<i>Microglanis</i> sp.	4	49
<i>Pseudopimelodus</i> cf. <i>pulcher</i> (Boulenger 1887)	5	28,5
<b>Trichomycteridae</b>		
<i>Ituglanis macunaima</i> Datovo & Landim, 2005	2	2
<i>Stegophilus</i> sp.	1	1
<b>Synbranchiformes</b>		
<b>Synbranchidae</b>		
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch 1795	8	12
<b>Total Geral</b>	<b>1.230</b>	<b>15.496,5</b>

**APÊNDICE C** - Estatística descritiva das variáveis ambientais e de paisagem para riachos.

<b>Variáveis</b>	<b>Média</b>	<b>Desvio padrão</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>
<b>Substrato duro</b>				
Areia (%)	39,590	34,034	0,000	96,667
Cascalho (%)	1,641	3,373	0,000	11,333
Rocha (%)	5,615	20,247	0,000	73,000
Laje (%)	21,026	35,437	0,000	96,667
Folhiço/Detrimento (%)	0,474	1,182	0,000	3,667
Raízes densas ao fundo (%)	1,154	4,160	0,000	15,000
Argila/Silte (%)	28,321	27,777	0,000	74,167
<b>Substrato mole</b>				
Troncos	1,615	1,387	0,000	4,000
Banco de folhiço	0,769	1,013	0,000	3,000
Raízes grossas	3,615	1,850	0,000	6,000
Raízes finas	1,538	1,984	0,000	5,000
Macrófitas	2,923	2,499	0,000	6,000
<b>Morfometria do canal</b>				
Profundidade média (m)	0,356	0,237	0,105	0,957
Largura média (m)	2,143	1,581	1,028	6,933
Velocidade média da água (s)	12,465	9,873	2,470	31,540
<b>Uso e cobertura do solo</b>				
Vegetação natural (%)	37,770	27,768	2,067	93,067
Agricultura (%)	19,307	25,179	0,000	61,920
Pasto (%)	39,662	33,305	1,374	96,210
Mosaico agricultura e pasto (%)	3,232	3,611	0,609	13,782
Rios e lagos (%)	0,026	0,071	0,000	0,245







*Continuação*

<b>Siluriformes</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Callichthyidae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aspidoras pauciradiatus</i> (Weitzman & Nijssen 1970)	-	-	-	<b>X</b>	-	-	-	<b>X</b>	-	-	-	<b>X</b>
<i>Callycthis callycthis</i> (Linnaeus 1758)	-	-	-	-	<b>X</b>	-	-	-	-	-	-	-
<b>Heptapteridae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Imparfinis mirini</i> Haseman 1911	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>X</b>
<i>Pimelodella</i> sp.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>X</b>
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard 1824)	-	-	-	-	<b>X</b>	-	-	-	<b>X</b>	-	-	-
<b>Loricariidae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypostomus</i> sp.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>X</b>
<i>Rineloricaria hasemani</i> Isbrücker & Nijssen 1979	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>X</b>
<b>Pseudopimelodidae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microglanis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>X</b>
<b>Synbranchiformes</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Synbranchidae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch 1795	-	-	-	-	<b>X</b>	-	-	-	-	-	-	-