

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS PARA A SUSTENTABILIDADE
CAMPUS DE SOROCABA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E
CONSERVAÇÃO

RODRIGO DA SILVA ALMEIDA

**ESTRUTURA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM UMA MICROBACIA
DA MATA ATLÂNTICA**

Sorocaba
2013

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS PARA A SUSTENTABILIDADE
CAMPUS DE SOROCABA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E
CONSERVAÇÃO

RODRIGO DA SILVA ALMEIDA

**ESTRUTURA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM UMA MICROBACIA
DA MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação da Universidade Federal de São Carlos, para obtenção do título de mestre em Diversidade Biológica e Conservação.

Orientação: Prof. Dr. Mauricio Cetra

Sorocaba
2013

Almeida, Rodrigo da Silva.
A447e Estrutura de metacomunidades de peixes em uma microbacia da Mata Atlântica. / Rodrigo da Silva Almeida. -- Sorocaba, 2013.
48 f. : il. (color); 28 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de São Carlos, Campus Sorocaba, 2013
Orientador: Maurício Cetra
Banca examinadora: Alexander Vicente Christianini, Fabio Cop Ferreira.
Bibliografia

1. Ictiologia. 2. Peixes de água doce - Mata Atlântica. 3. Bacia hidrográfica. I. Título. II. Sorocaba - Universidade Federal de São Carlos.

CDD 597

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do *Campus* de Sorocaba.

Ficha de Aprovação

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Mauricio Cetra, meu orientador, por acreditar e compartilhar conhecimento, por mostrar a luz no fim do túnel quando sozinho não conseguia enxergar (muitas foram às vezes). Se eu chegar a ser professor um dia, gostaria de me espelhar no Mauricio, pela enorme dedicação em ensinar e pela humildade demonstrada em todos os aspectos.

À FAPESP, por confiar neste trabalho concedendo a bolsa de mestrado (Processo 2012/09346-4).

À CAPES, pelos primeiros meses de bolsa neste projeto.

A minha esposa, Aline, por todo o seu apoio ao mestrado e a vida como um todo. Você é meu mundo!

Aos meus pais, João e Maria Inês, por todo o tipo de suporte (financeiro e espiritual) que possibilitou a chegada ao mestrado. Não tenho dúvidas que sem eles não estaria hoje aqui. Espero que todo o suor derramado neste trabalho se aproxime ao que já derramaram por mim.

Aos companheiros de coleta e laboratório Alexandre (Cascão), Bruna, Bruno, Fernanda, Maurício (Maumau) e Guilherme (Nerso), pelo esforço nas coletas de campo, pelos comentários pertinentes à ecologia e aos alheios.

Ao Prof. Dr. Francisco Langeani Neto, pela identificação e tombamento dos exemplares capturados.

A Luciana Kawamura, secretária do PPGDBC, pela disposição e eficiência, ajudando-nos e resolvendo todos os problemas com muita agilidade.

Aos professores do PPGDBC, pela dedicação nas disciplinas, fundamentais em nossa formação.

À UFSCar e ao PPGDBC, pela estrutura de trabalho.

Sumário

Lista de Tabelas.....	6
Lista de Figuras.....	7
Resumo.....	8
Abstract.....	10
Introdução.....	12
Materiais e Métodos.....	14
Resultados.....	21
Discussão.....	26
Referências Bibliográficas.....	31
Apêndices.....	39

Lista de Tabelas

Tabela 1 – Análise de componentes principais das variáveis ambientais. Valores em negrito representam correlação $> 0,5$	22
---	----

Lista de Figuras

- Figura 1** – Localização da área de Estudo na porção sudeste do Estado de São Paulo, Brasil, domínio de Mata Atlântica. Os pontos amostrais (círculos) foram realizados nas microbacias dos rios Claro e Pinhal. O ponto denominado foz é indicado na junção entre o rio Claro e Pinhal (triângulo).....16
- Figura 2** – Representação da análise dos elementos da estrutura de metacomunidades (EMS). Modificado de Presley *et al.* (2010).....20
- Figura 3** – Ordenamento dos trechos proveniente da análise de correspondência.....23
- Figura 4** – Padrão de ocorrência das espécies de peixes em estrutura de metacomunidades com aglutinação Clementsiana. (A) comunidade à montante com padrão de tabuleiro (“Checkerboard”) e (B) comunidade à jusante sem padrão detectado.....24
- Figura 5** – Relação entre similaridade biológica e distância entre os trechos de coleta nas comunidades montante (a) e jusante (b).....25
- Figura 6** – Relação entre similaridade ambiental e distância entre os trechos de coleta nas comunidades montante (a) e jusante (b).....26

Resumo

O conceito de metacomunidades incorpora a influência de fatores locais e regionais na estruturação das comunidades e tem subsidiado abordagens recentes relacionadas aos padrões de distribuição, abundância e interações entre espécies. Dentro deste conceito, o modelo *species sorting* que assume que uma comunidade é governada somente por fatores locais, enquanto, o modelo *mass effect* assume que uma comunidade é governada por efeitos locais e regionais. Um sistema de riachos apresenta uma rede dendrítica hierárquica, no qual os corpos d'água à montante são menores e tendem a aumentar no sentido jusante devido à conexão com outros riachos. Para peixes de riacho, o processo de dispersão pelo canal revela a importância de fatores regionais sobre a estrutura de metacomunidades, enquanto a heterogeneidade de habitats age localmente, podendo revelar limites entre as metacomunidades. O presente estudo tem como objetivo verificar se existe a formação de metacomunidades ao longo do gradiente longitudinal e quais modelos explicam esta estrutura. Nós capturamos a ictiofauna e levantamos informações ambientais em três riachos (15 trechos de 70 m) de uma pequena microbacia da Mata Atlântica. Uma análise de componentes principais (PCA) foi aplicada para descrever o gradiente ambiental e, para verificar a ocorrência de metacomunidades neste gradiente aplicamos uma análise de elementos de metacomunidades (EMS - *Elements of Metacommunities Analysis*). O padrão de decaimento da similaridade pela distância (DDR - *Distance Decay Relationships*) foi utilizado para verificar se as metacomunidades são influenciadas pelos efeitos locais e/ou regionais e assim buscar explicações para o padrão encontrado. Podemos afirmar que existem duas comunidades distintas (padrão clementsiano de metacomunidades), uma mais próxima da foz sem padrão definido ocasionado por um processo *mass effect* e outra mais à montante com padrão de tabuleiro proveniente de um processo *species sorting*. Distinguir estas comunidades é de grande interesse para propósitos conservacionistas e na definição de estratégias de biomonitoramento. Por exemplo, para as comunidades mais à jusante, onde as alterações ambientais causadas pela urbanização são mais preponderantes e não há mais a possibilidade de retirar esta fonte de impacto ambiental, garantir a conectividade dos riachos é uma boa estratégia visto que as espécies se deslocam de maneira mais intensa e são muito dependentes da fonte de colonização. Por outro lado, as comunidades mais a montante, mesmo que ocorra uma desconexão com a região à jusante promovida pelo represamento dos riachos para

captação de água, estas comunidades teoricamente se manterão desde que as condições locais sejam garantidas, ou seja, é premente a conservação da integridade ambiental destes trechos.

Palavras-chave: hotspot, Mata Atlântica, peixes, processos de dispersão, riachos.

Abstract

The concept of metacommunities incorporates the influence of local and regional factors in structuring communities and has supported recent approaches related to patterns of distribution, abundance and species interactions. Within this concept, the species sorting model that assumes that a community is governed only by local factors, while the mass effect model assumes that a community is governed by local and regional effects. A stream system has a hierarchical dendritic network, in which the upstream water bodies are smaller and tend to increase in the downstream direction due to the connection with other streams. To stream fish, the dispersion process by the channel reveals the importance of regional factors on the structure of metacommunities, while habitat heterogeneity acts locally, and may reveal boundaries between metacommunities. This study aims to determine whether there is the formation of metacommunities along the longitudinal gradient and models which explain this structure. We captured fish populations and raise environmental information in three streams (15 reaches of 70 m) of a small watershed of the Atlantic. A principal component analysis (PCA) was applied to describe the environmental gradient and to verify the occurrence of this metacommunities apply a gradient elements of metacommunities analysis (EMS). The pattern of distance decay relationships (DDR) was used to verify whether metacommunities are influenced by the effects of local and / or regional and so seek explanations for the pattern found. We can say that there are two distinct communities (clementsian pattern of metacommunities), one nearest the mouth with no defined pattern caused by a process mass effect and a more flush with standard board from a species sorting process. Distinguish these communities is of great interest to conservation purposes and the development of strategies for biomonitoring. For example, for communities downstream, where the environmental changes caused by urbanization are more prevalent and there is the possibility of removing this source of environmental impact, ensure connectivity of streams is a good strategy since the species moving more intensely and are very dependent on the source of colonization. On the other hand, communities further upstream, even if there is a disconnect with the region downstream promoted by the damming of streams for water harvesting, these communities will remain theoretically provided that local conditions are guaranteed, ie, there is a pressing conservation environmental integrity of these excerpts.

Keywords: dispersal processes, fishes, hotspot, Rain Forest, streams.

Introdução

Um tema central em ecologia de comunidades trata da importância relativa dos processos locais e regionais na estruturação das comunidades biológicas locais (Ricklefs 1987). Processos locais como, competição, predação, limitação de recursos, perturbação e eventos estocásticos são conhecidos por influenciar a diversidade local. Por outro lado, os processos regionais como, tempo de existência do habitat, diferenças nas taxas de especiação e imigração, e diferenças no histórico de extinção (Schluter & Ricklefs 1993) são mais difíceis de serem incorporados em estudos ecológicos, pois agem em uma escala espacial e temporal muito maior. Deste modo, os processos locais podem ser considerados numa perspectiva vertical, ou seja, o nicho reflete os atributos dos indivíduos na exploração dos recursos, e por outro lado, os processos regionais podem ser vistos numa perspectiva horizontal, ou seja, estão relacionados com as interações entre habitats, populações e componentes do nicho, resultados de uma dinâmica espacial que liga interações de espécies em grandes regiões (Ricklefs 2008).

O conceito de metacomunidades vem sendo aplicado para entender a influência direta de processos locais e indireta de processos regionais na estruturação de comunidades (Ricklefs 2008, Leibold et al. 2004; Holyoak, Leibold & Holt 2005). Uma metacomunidade é considerada como o conjunto de comunidades locais que são ligadas pela dispersão e que potencialmente interagem entre si (Hanski & Gilpin 1991; Wilson 1992; Holyoak, Leibold & Holt 2005). Deste modo, o conceito norteia na identificação das dinâmicas entre escalas espaciais distintas, o que é fundamental para a compreensão de processos ecológicos que ocorrem em sistemas abertos (Leibold et al., 2005).

Entre os modelos de metacomunidades, o *species sorting* assume que a comunidade é governada pelos efeitos locais, ou seja, o gradiente ambiental e os efeitos bióticos são suficientemente fortes para influenciar na demografia local das espécies (Leibold et al. 2004). Deste modo, assume que em um ambiente heterogêneo as espécies são favorecidas e suas preferências de nicho e interações com outras espécies permite a coexistência nas comunidades (Chase et al., 2005).

Por outro lado, o modelo *mass effects* assume que existe heterogeneidade ambiental, e que as espécies são mantidas em ambientes que as favorecem. Além disso, as espécies podem ser mantidas mesmo com populações reduzidas em manchas que não são favoráveis (i.e. mantidas pela imigração), além de variarem em suas habilidades relativas para competir na colonização de manchas de habitat. Portanto, este modelo

assume que tanto os efeitos locais (i.e. preferências nicho e interações bióticas) quanto os regionais (i.e. dispersão) podem influenciar na diversidade e composição local (Amarasekare & Nisbet 2001; Mouquet & Loreau 2002; Leibold et al. 2005; Chase et al. 2005).

Um sistema de riacho é caracterizado por uma rede dendrítica (Grant et al. 2007), ramificada e hierarquicamente organizada, pois os corpos d'água à montante são menores e tendem a aumentar sentido jusante devido à conexão entre eles. O padrão de mobilidade das espécies é influenciado por esta estrutura (Brown & Swan 2010). Em redes dendríticas, espera-se que as comunidades de macroinvertebrados e peixes assumam padrões de metacomunidades, pois estes organismos respondem de forma diferente aos efeitos locais e regionais ao longo do gradiente longitudinal (Grant *et al.* 2007; Brown & Swan 2010). Para macroinvertebrados, nos riachos de 1ª ordem por exemplo, foi demonstrado que as comunidades são dirigidas apenas pelos efeitos locais (i.e. *species sorting*), enquanto para riachos de 3ª ordem, as comunidades são dirigidas pelos efeitos locais e regionais (i.e. *mass effects*) (Brown & Swan 2010; Göthe, Angeler & Sandin 2013). Esta separação em duas comunidades distintas caracteriza um padrão de metacomunidades do tipo Clementsiano, que tem sido evidenciado em outros táxons, como gastrópodes (Willig *et al.* 2011), morcegos (Presley *et al.* 2009; Presley *et al.* 2012) e peixes de lagos (Henriques-Silva *et al.* 2013).

A utilização de macroinvertebrados para visualizar os modelos de metacomunidades tem um adicional de complexidade, pois a dispersão destes organismos pode ocorrer por fora do canal (i.e. estágio de vida) (Brown *et al.* 2011). Por outro lado, para os peixes o movimento é apenas dentro do canal, o que simplifica a busca por padrões espaciais como estruturadores das metacomunidades.

Espera-se que a heterogeneidade ambiental ao longo do gradiente longitudinal em riachos promova mudanças na composição de espécies (i.e. zonação e/ou adição) (Balon & Stewart 1983; Rahel & Hulbert 1991; Petry & Schulz 2006; Ferreira & Petreire 2009), porém, o limite espacial destas comunidades locais dificilmente é visualizado neste tipo de ambiente, caracterizado por ser um sistema aberto. Este padrão difere daquele encontrado em habitats com limites discretos como lagos e lagoas (Naiman *et al.* 1988; Ricklefs 2008). Deste modo, encontrar os limites das comunidades ao longo do gradiente ambiental que existe nos canais pode se tornar difícil. No entanto, quando utilizam-se variáveis ambientais que representam uma escala maior (i.e. nível de paisagem) pode ser possível visualizar padrões de agregação que ocorrem em escala

regional (Angermeier & Winston 1999; Quist *et al.* 2004) e posteriormente identificar os mecanismos estruturadores destas comunidades ao longo do gradiente ambiental (Leibold *et al.*, 2005). Neste trabalho, analisamos uma comunidade de peixes de riachos com os objetivos de identificar: (i) se ocorrem padrões de ocorrência de metacomunidades ao longo de um gradiente longitudinal, que podem ser promovidos pela mudança no relevo (i.e. variação altitudinal) em curta distância, e posteriormente, (ii) entender quais modelos de metacomunidades (i.e. *species sorting*, *mass effects* ou *neutral*) podem ter gerado as comunidades que espacialmente delimitadas.

3. Material e Métodos

Área de estudo

A rede de riachos selecionados para este estudo está localizada na porção sudeste do estado de São Paulo, inserida na Bacia Hidrográfica do Alto Paranapanema (Figura 1). Os riachos das cabeceiras nascem na Serra de Paranapiacaba, a aproximadamente 1100 m de altitude. Nesta porção da bacia hidrográfica a vegetação é caracterizada por Mata Atlântica, sendo a pluviosidade média de 1700 a 2400 mm e temperatura média anual de 18° a 20 °C (CBRN 2009). As coletas foram realizadas em trechos de riachos das microbacias dos rios Claro e Pinhal contemplando riachos de 2ª a 4ª ordem (Strahler 1952). Foram amostrados quinze trechos, nove na microbacia do Rio Claro (C1 a C7 e CL1 e CL2) e seis na microbacia do Rio Pinhal (P1 a P6), o ponto de junção entre os dois riachos foi denominado de foz (Figura 1). Para cada trecho, foram anotadas as coordenadas geográficas (UTM) e altitude (m) com o auxílio de um GPS (Garmin eTrex Legend H) e posteriormente foi medida a distância (km) entre os trecho de coleta até a foz, com o auxílio do software Track Maker®.

Ictiofauna

A ictiofauna foi coletada em trechos de aproximadamente 70 m de extensão, com pesca elétrica realizada entre as 9h e 16h durante o período de seca-cheia (agosto a novembro) de 2011 e 2012. A amostragem foi realizada neste período devido à maior densidade de peixes, além da baixa ocorrência de trombas d'água que causam

perturbações ambientais abruptas alterando a composição das assembleias de peixes. Os trechos foram selecionados visando contemplar a sequência corredeira/rápido/poço.

O equipamento de pesca elétrica é composto por um gerador a gasolina com potência de 2000 W, conectado a um transformador de voltagem com entrada de 200 V e saída de até 500 V. Ao transformador foram conectados dois puçás, os quais, dentro da água, forneceram uma corrente contínua máxima de 2 A. Após acionar o gerador, dois operadores com macacões de borracha percorreram o trecho uma única vez, no sentido jusante-montante, sem redes de contenção nos limites dos trechos, capturando com os puçás os peixes imobilizados pelo efeito da corrente elétrica.

Após a anestesia causada pela corrente elétrica, os organismos foram fixados por 48 h em formalina 10% e posteriormente transferidos para álcool 70%. Alguns exemplares foram depositados na coleção de peixes do Laboratório de Ictiologia do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP – São José do Rio Preto com a identificação realizada pelo Prof. Dr. Francisco Langeani Neto.

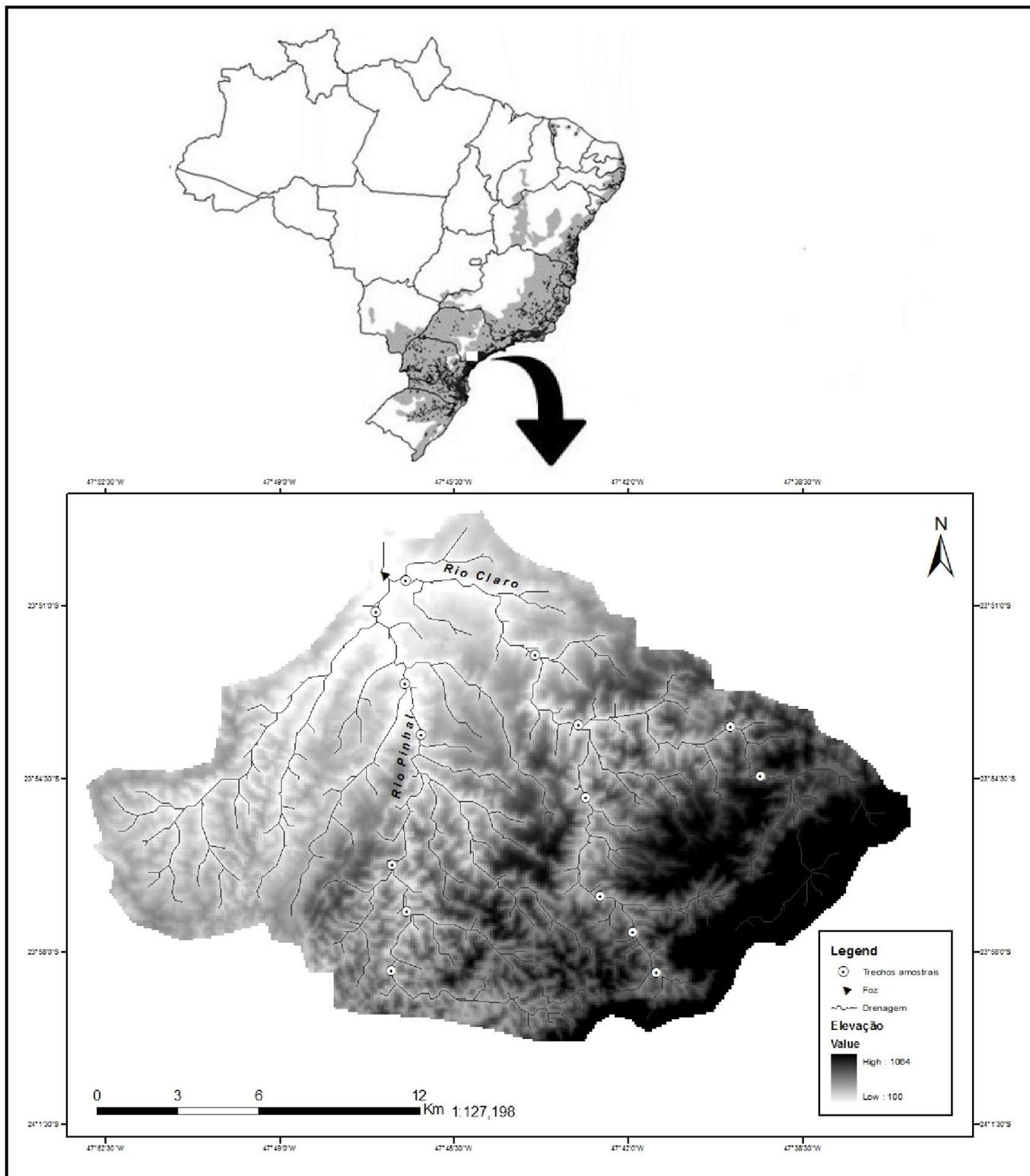


Figura 1 – Localização da área de Estudo na porção sudeste do Estado de São Paulo, Brasil, domínio de Mata Atlântica. Os pontos amostrais (círculos) foram realizados nas microbacias dos rios Claro e Pinhal. O ponto denominado foz é indicado na junção entre o rio Claro e Pinhal (triângulo).

Variáveis ambientais

Após a coleta da ictiofauna foram levantadas as informações ambientais. Em cada trecho de coleta foram mensurados os seguintes descritores físicos e químicos da água: temperatura (°C), pH (aparelho Marte MB-10P) e condutividade ($\text{MS}\cdot\text{cm}^{-1}$) (aparelho Marte MB-11P).

Categorias do substrato (Subst): o substrato foi classificado em seis categorias de tamanho, conforme descrito por Gerhard (2005). As manchas espaciais destas categorias foram verificadas utilizando-se um quadrado de 1 m^2 . Este quadrado foi colocado ao longo de toda a largura (m) do trecho, da margem esquerda em direção à margem direita. Este procedimento foi realizado em três segmentos equidistantes ao longo do trecho de riacho.

Velocidade e profundidade (Hvel): a velocidade (m/s) foi medida com um fluxômetro mecânico (General Oceanics B18302) e a profundidade (cm) com uma trena. A velocidade máxima próxima ao substrato e a profundidade foram medidas no centro do quadrado de 1 m^2 . Foi aplicado um índice de diversidade de Shannon-Wiener (H') para quatro categorias de profundidade e velocidade: lento/raso, lento/profundo, rápido/raso e rápido/profundo.

Combinação de poços, rápidos e corredeiras (corredeira e poção - %): no trecho de 70m foi estimada a porcentagem de cada uma destas unidades de meso-habitats (Angermeier & Karr 1983).

Nos três segmentos equidistantes foram anotados o tipo de vegetação marginal em uma extensão de 30 m a partir de ambas as margens (entorno - %): (i) vegetação ripária, (ii) agricultura, (iii) pastagem, (iv) silvicultura e (v) presença humana. Além do tipo de vegetação ripária, a intensidade de sombreamento (%) no canal foi estimada visualmente em quatro categorias: 1 – 0 a 25%, 2 – 26 a 50%, 3 – 51 a 75% e 4 – 76 a 100% (Cetra & Petreire 2007; Ferreira 2007).

Estabilidade das margens (%): nos três segmentos, em uma extensão de 1,5m em ambas as margens, foi estimada a contribuição percentual dos seguintes itens: (i) vegetação, (ii) rochas, (iii) raízes, (iv) troncos, (v) barranco ou (vi) solo exposto. As estruturas i a iv promovem proteção às margens, enquanto as duas últimas evidenciam potencial erosão.

Análise de dados

Uma análise de componentes principais (PCA) com a matriz de correlação entre as variáveis ambientais foi aplicada para expressar o gradiente longitudinal. Foram utilizadas 14 variáveis ambientais, representando quatro escalas: (i) variáveis geomorfológicas (distância da foz e altitude); (ii) variáveis do entorno do riacho (vegetação do entorno, sombreamento e estabilidade das margens); (iii) variáveis da morfologia do canal (largura, profundidade, substrato, velocidade da corrente, meso-habitats, diversidade de profundidade e velocidade da corrente de água) e; (iv) variáveis químicas da água (temperatura, pH e condutividade). A PCA é uma análise multivariada que busca ordenar os trechos de coleta em eixos utilizando as diversas variáveis ambientais reduzidas em componentes principais (Legendre & Legendre 2003). Para interpretação dos eixos gerados pela PCA foram utilizados os valores de correlação entre os eixos e as variáveis originais.

Utilizamos uma análise de correspondência (*Correspondence Analysis* – CA) para ordenar os trechos em função das abundâncias das espécies. Foram utilizadas somente as espécies com ocorrência maior que dois (Legendre & Legendre 2003). A análise de correspondência é um método eficiente quando o objetivo é ordenar as espécies ao longo de um único eixo de variação, sendo adequado quando a substituição de espécies ocorre (Pielou 1984). A média recíproca maximiza a proximidade das espécies similares com a sua distribuição, tão bem quanto a proximidade dos locais com a composição de espécies. Fazendo isso, a média recíproca maximiza a coerência da composição da comunidade (Presley *et al.* 2010).

Para verificar se a ordenação dos pontos gerada pela CA pode ser explicada pelas variáveis ambientais (eixos 1 e 2 da PCA) foi aplicada uma análise de ordenação indireta “unconstrained”. A significância dos eixos foi verificada utilizando-se a função “envfit” do pacote “vegan” do programa R (R Core Team, 2013), que é obtida por um processo de randomização (1000 iterações) para os dois eixos da PCA (Borcard, Gillet & Legendre 2011).

Para verificar se existe um padrão de metacomunidades ao longo do gradiente ambiental analisamos os elementos da estrutura de metacomunidades (EMS – *Elements of Structure Metacommunities*) que pode ser organizada em três etapas: (i) coerência: que avalia a existência de gradiente promovida por interações bióticas (Tabuleiro) ou por efeitos ambientais; (ii) substituição: que mede a taxa de substituição de uma espécie

por outra ao longo do gradiente possibilitando detectar se o padrão é aninhado ou aglutinado (“clumping”); e (iii) limites de aglutinação (“boundary clumping”): que permite evidenciar se a aglutinação é clementsiana (limites bem evidentes entre as comunidades), gleasoniana (respostas individuais das espécies geram uma aglutinação aleatória das comunidades) e uniformemente espaçadas (Leibold & Mikkelson 2002). A análise EMS foi aplicada utilizando o pacote “metacom” (R Core Team, 2013) após ranquearmos os escores provenientes da análise de correspondência (CA) (Leibold & Mikkelson 2002).

A coerência é medida pela contagem do número de ausências presentes na matriz, isto é, interrupções na distribuição das espécies ou na composição dos locais. O número de ausências na matriz é comparado estatisticamente à distribuição nula criada por randomização da matriz observada (Leibold & Mikkelson 2002) (modelo “R00” do pacote “metacom”, conforme sugerido por Patterson & Atmar 1986; Atmar & Patterson 1993; Gotelli 2000; Ulrich *et al.* 2009).

Se o número observado de ausências não for significativo, as espécies não respondem ao gradiente ambiental, e neste caso, não existe estrutura de metacomunidade. Se a coerência for significativa e o valor de ausências for menor que aquele encontrado no modelo nulo, considera-se que está ocorrendo um padrão de tabuleiro. Caso a coerência seja significativa, mas com o valor observado superior àquele encontrado no modelo nulo, indica que pode haver substituição ou aninhamento de espécies (Figura 2).

Posteriormente, foi analisada a substituição de espécies ao longo do gradiente, isto permitiu verificar se a metacomunidade apresenta padrão de perda ou adição de espécies ao longo do gradiente. O teste de substituição verifica o número de vezes que uma espécie substitui outra entre dois locais para cada possível par de espécies e par de locais (Leibold & Mikkelson 2002), comparando com os valores gerados pelo modelo nulo. Caso o número de substituições seja diferente do esperado ao acaso e com valor médio inferior, significa que a metacomunidade apresenta um padrão de perda de espécies ao longo do gradiente analisado, ou seja, um padrão de aninhamento. Caso o valor de substituições seja significativo e positivo, ocorre um padrão de aglutinação das espécies ao longo do gradiente ambiental (Figura 2).

A aglutinação de espécies é representada pela co-ocorrência de espécies no gradiente ambiental. O tipo de aglutinação é avaliado pelo valor do índice de dispersão de Morisita. Se $I > 1$, isto indica que a metacomunidade apresenta padrão Clementsiano,

ou seja, as espécies respondem ao gradiente ambiental e é possível compartimentar a estrutura de metacomunidades e analisar cada compartimento. Se $I < 1$, assume-se que a aglutinação é uniformemente espaçada. No entanto, se $I = 0$, tudo indica que ocorra resposta individualista das espécies, assumindo-se um padrão Gleasoniano. Para avaliar a significância de I utilizamos um teste de χ^2 (Leibold e Mikkelsen 2002) (Figura 2).

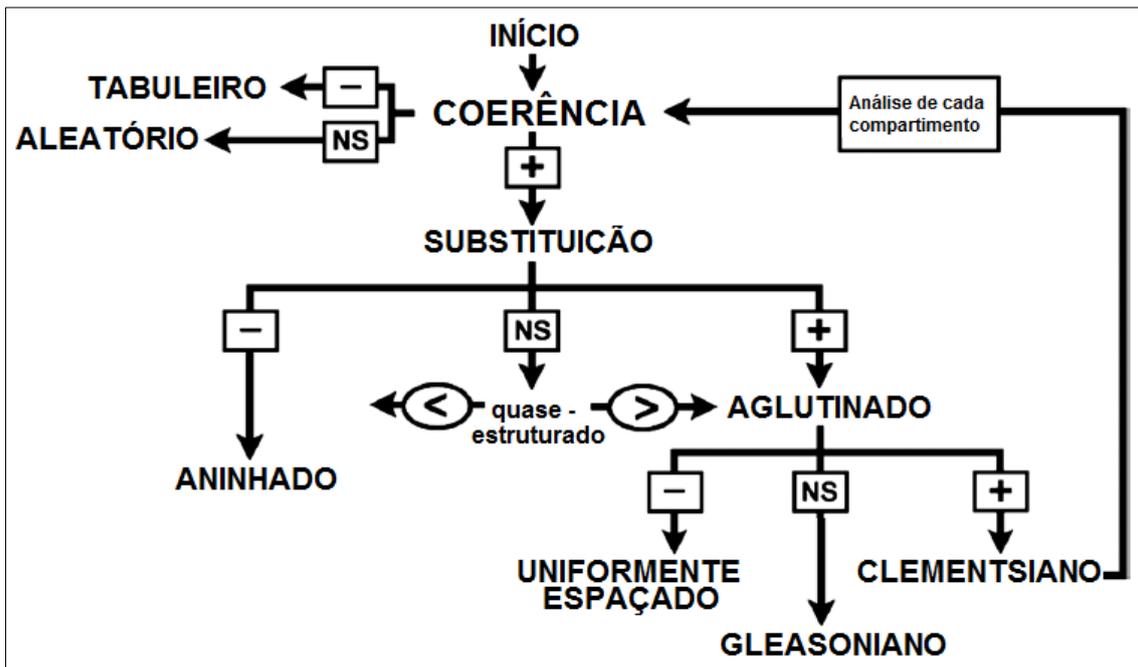


Figura 2 – Representação da análise dos elementos da estrutura de metacomunidades (EMS). Modificado de Presley *et al.* (2010).

Para analisar os mecanismos que governam a estrutura de metacomunidades uma análise do decaimento da relação de similaridade pela distância (Distance Decay Relationships - DDRs) foi aplicada para cada comunidade inserida na metacomunidade, isto é, montante e jusante, ou seja, após verificar o padrão de metacomunidades ao longo do gradiente ambiental, aplicamos três análises que nos permitiu identificar os mecanismos que podem ser responsáveis pela estruturação das comunidades permitindo verificar os efeitos locais e regionais (Chase *et al.* 2005).

A rotina de testes consiste em verificar a relação no decaimento da similaridade ambiental e/ou biológica com a distância. A análise de decaimento da similaridade com a distância (*Distance Decay Relationships* - DDRs) é um método indireto, embora, eficiente (Nekola & White 1999; Soinen, McDonald & HilleBrand 2007; Landeiro *et al.* 2011).

Para os riachos menores espera-se um modelo teórico "species-sorting" (Brown & Swan, 2010):

- (i) não deve ocorrer DDR ("distance-decay relationship"), ou seja, não existe relação significativa entre a similaridade de duas comunidades locais (medidas por um índice de Bray-Curtis) com a distância geográfica entre elas;
- (ii) não existe nenhuma relação significativa entre similaridade ambiental e distância geográfica;
- (iii) ocorre relação positiva e significativa entre a similaridade biológica e ambiental.

Para os riachos maiores espera-se um modelo teórico "mass effects" (Brown & Swan, 2010):

- (i) deve ocorrer DDR indicando uma dinâmica direcionada pela dispersão;
- (ii) ocorre relação significativa entre similaridade ambiental e distância geográfica;
- (iii) existe relação positiva e significativa entre a similaridade biológica e ambiental.

As relações entre similaridade (ambiental e biológica) e distância geográfica foram testadas por regressão linear simples (pacote "stats" do programa R). Aplicamos um teste de Mantel (com 1000 repetições) para verificar a relação entre similaridade biológica e ambiental (pacote "vegan" do programa R). A distância entre os pontos foram medidas par a par sobre a rede de drenagem (Grant, Lowe & Fagan 2007).

4. Resultados

Nos 15 trechos amostrados (Apêndice A-D), foram capturados 869 indivíduos classificados em 25 espécies de peixes, distribuídos em 9 famílias e 5 ordens (Apêndices E-F). As ordens que mais contribuíram em termos de riqueza de espécies foram Siluriformes e Characiformes com onze e dez espécies, respectivamente. As famílias que mais contribuíram em número de espécies foram Characidae e Heptapteridae com seis espécies cada. As espécies que mais contribuíram em número de indivíduos foram *Characidium schubarti* (22%), *Pimellodela avanhandavae* (18,5%) e

Astyanax aff. paranae (10%), as restantes contribuíram com valores abaixo de 7 %, isto é, inferior a 50 indivíduos.

Os eixos 1 e 2 da PCA explicaram cerca de 57% da variação dos dados. O eixo 1 sintetiza ao menos uma variável de cada escala. Como a altitude do trecho de coleta e distância da foz estão correlacionados com este eixo, ele representa o gradiente longitudinal. Estabilidade das margens, vegetação do entorno e mesohabitats diminuem no sentido montante-jusante, pois possuem o mesmo sinal que altitude e distância da foz. Por outro lado, condutividade e profundidade do canal aumentam ao longo do gradiente longitudinal. O eixo 2 representa o gradiente das variáveis sombreamento, diversidade de velocidade/profundidade e pH (Tabela 1).

Tabela 1 - Análise de componentes principais das variáveis ambientais. Valores em negrito representam correlação > 0,5.

	Variáveis ambientais	Eixo 1	Eixo 2
Geomorfologia	Altitude	-0,912	0,189
	Distância	-0,942	0,006
Entorno	Estabilidade das margens	-0,803	0,119
	Vegetação de entorno	-0,741	-0,506
	Sombreamento	-0,159	-0,853
Morfologia do canal	Hvel	0,273	-0,556
	Profundidade	0,683	0,299
	Velocidade	0,434	0,074
	Corredeira e poção	-0,878	-0,181
	Largura	0,386	0,296
Água	Temperatura	-0,229	0,488
	pH	0,042	-0,699
	Condutividade	0,803	0,221

Os eixos 1 e 2 da CA explicaram cerca de 60% da variação dos dados. No eixo 1 é possível visualizar o gradiente longitudinal ordenando os trechos de coleta da cabeceira (C1, C3, C2, P1, CL1 e C4 com escores negativos) à foz (CL2, P3, C5, P2, P4, P6, C6, C7 e P5 com escores positivos) (Figura 3). As espécies associadas aos trechos de cabeceira foram *Characidium schubarti*, *Trichomycterus* sp. e *Astyanax paranae* e com a foz foram *Pimelodella avanhandavae*, *Astyanax fasciatus*, *Rineloricaria pentamaculata*, *Characidium zebra* e *Imparfinis mirini*. No eixo 2 as

espécies com maiores escores foram *Characidium gomesi*, *Piabina argentea*, *Phenacorhamdia tenebrosa*, *Bryconamericus stramineus* e *Imparfinis borodini*, associadas aos trechos intermediários do gradiente longitudinal (C4, CL2, P3, P2) (Figura 3).

Cerca de 85% da variação na ordenação dos trechos utilizando a abundância das espécies (eixo 1 da CA) pode ser explicada pelo gradiente longitudinal (eixo 1 da PCA) ($r^2=0,85$ $p = 0,0009$).

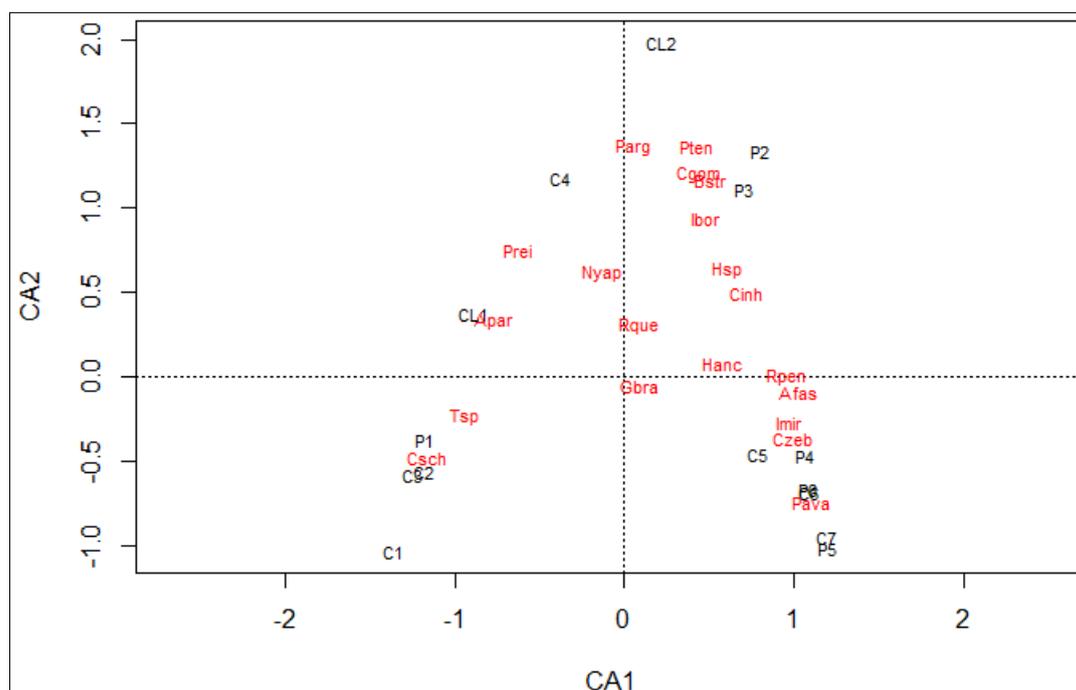


Figura 3 - Ordenamento dos trechos proveniente da análise de correspondência.

Podemos afirmar que existe coerência em assumir uma estrutura de metacomunidades causada por efeitos ambientais (Obs = 144, média simulada = 97,8 e $p = 0,0001$). Na análise de substituição, evidenciamos um padrão aglutinado, ou seja, o valor de substituição é maior que o esperado pelo modelo nulo ao longo do gradiente (Obs = 1957, média simulada = 953, $p = 0,0004$). Na análise de aglutinação podemos dizer que o padrão da estrutura de metacomunidades é Clementsiano, pois o índice de dispersão de Morisita foi significativamente superior a 1 ($I = 1,68$, $p = 0,01$).

Podemos dizer que as comunidades possuem limites bem definidos, uma comunidade está nos trechos mais à montante, ou seja, os escores que formam a ascendente do arco da ordenação dos pontos na CA e outra mais à jusante, ou seja, os escores que formam a descendente do arco da CA (Figura 3). Assumimos que este

padrão foi devido a ação do gradiente longitudinal (altitude e distância da foz) e ambiental (estabilidade das margens, vegetação de entorno, presença de corredeiras/poções, profundidade e condutividade) (Figura 4).

Como este padrão foi detectado fizemos uma análise dos EMS para cada comunidade. Verificamos que: (i) as comunidades à montante exibem um padrão de tabuleiro, ou seja, as relações bióticas são muito importantes na estruturação destas comunidades (Obs = 3, média simulada = 10, $p = 0,01$) e; (ii) as comunidades à jusante apresentaram uma estruturação aleatória, ou seja, não é possível verificar se as variáveis bióticas são mais ou menos importantes que as abióticas na estruturação destas comunidades (Obs = 38, média simulada = 44, $p = 0,33$).

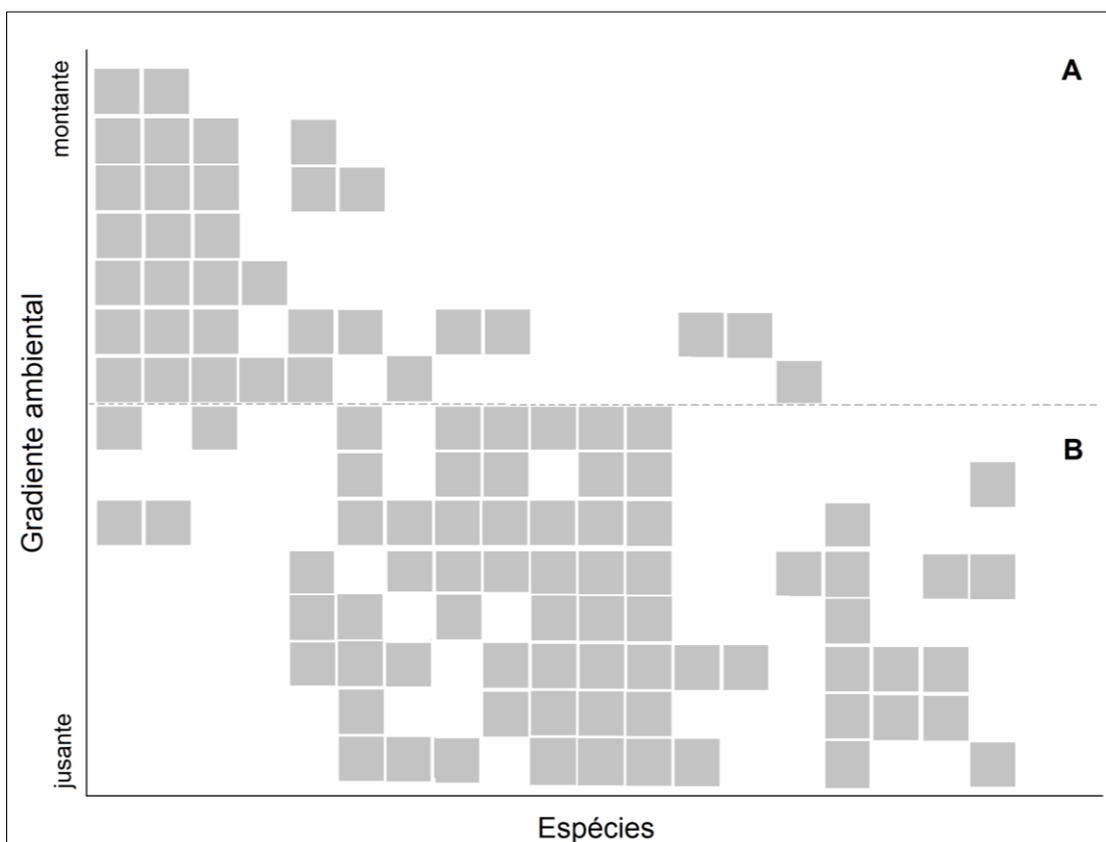


Figura 4 - Padrão de ocorrência das espécies de peixes em estrutura de metacomunidades com aglutinação Clementsiana. (A) comunidade à montante com padrão de tabuleiro (“Checkerboard”) e (B) comunidade à jusante sem padrão detectado.

Na análise da relação entre a similaridade biológica e distância na rede de drenagem, para a comunidade à montante, não foi encontrado relação ($n = 15$, $p =$

0,149). Por outro lado, para a comunidade à jusante podemos dizer que à medida que os trechos ficam mais distantes a similaridade entre eles diminui ($n = 36$, $\hat{b} = -0,007$, $p = 0,008$) (Figura 5).

Na avaliação da relação entre a similaridade biológica e ambiental, a comunidade à montante não apresenta correlação ($R = -0,41$, $p = 0,54$) e para a comunidade à jusante a correlação é positiva e significativa ($R = 0,81$, $p = 0,002$). Na análise da relação entre a similaridade ambiental e distância na rede de drenagem, para a comunidade à montante, não foi encontrada relação ($n = 15$, $p = 0,075$). Por outro lado, para a comunidade à jusante podemos dizer que à medida que os trechos ficam mais distantes a similaridade ambiental aumenta ($n = 36$, $\hat{b} = 1,28$, $p = 0,002$) (Figura 6).

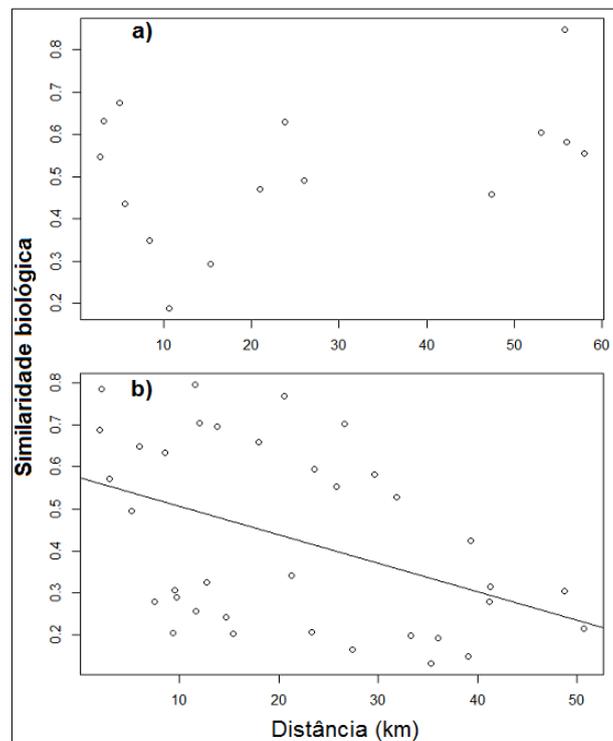


Figura 5 - Relação entre similaridade biológica e distância entre os trechos de coleta nas comunidades montante (a) e jusante (b).

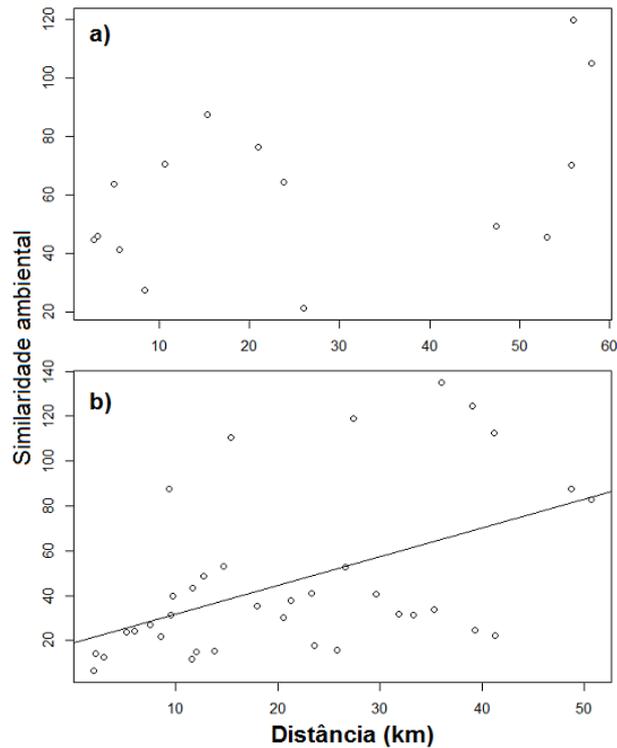


Figura 6 - Relação entre similaridade ambiental e distância entre os trechos de coleta nas comunidades montante (a) e jusante (b).

Discussão

A partir de nossos resultados, pudemos identificar limites ao longo do gradiente ambiental formando uma estrutura de metacomunidades nas assembleias de peixes de riachos na bacia hidrográfica estudada. Evidenciamos a relação entre o gradiente ambiental e a composição e abundância das comunidades biológicas. Neste sentido, é possível afirmar que: (1) há um padrão de metacomunidades ao longo do gradiente ambiental, com comunidades distintas formadas nas regiões à montante e à jusante, e (2) as comunidades à montante são influenciadas pelos processos locais (*species sorting*) enquanto as comunidades à jusante são estruturadas por processos locais e regionais (*mass effects*).

Como esperado, a heterogeneidade ambiental decorrente da variação geomorfológica (i.e. altitude e distância da foz) acarreta variação de outras características ambientais (i.e. estabilidade das margens, vegetação do entorno, meso-habitats, condutividade e profundidade dentro da bacia hidrográfica). A associação entre quantidade de corredeiras e poções, condutividade e profundidade com a geomorfologia

pode ser explicada pela estrutura hierárquica na qual a bacia hidrográfica está inserida (Kolasa *et al.* 2012). Por outro lado, o aumento da estabilidade das margens e presença de vegetação no sentido montante pode ser explicado pela ocupação humana, pois não é esperado que estas variáveis se alterem ao longo do gradiente (Cruz, Miranda & Cetra 2013). Além disso, a região à jusante apresenta melhores condições para produção agrícola e proximidade com a área urbana (Peressin, 2013).

O gradiente ambiental ao longo dos riachos pode fornecer diferentes habitats para os peixes destes sistemas (Marsh-Matthews & Matthews 2000). Contudo, para uma espécie colonizar um dado local, primeiramente ela deve apresentar capacidade de se dispersar de seu *pool* de origem e ao chegar nos novos ambientes, deverá ser tolerante às condições ambientais e bióticas (Brown *et al.* 2011). Portanto, as comunidades de peixes estudadas estão fortemente relacionadas com o gradiente longitudinal, sendo que as espécies apresentaram aglutinações respondendo aos fatores ambientais de diferentes escalas de paisagem (i.e. altitude e distância, meso-habitats, ou seja, poções, rápidos e corredeiras, profundidade e condutividade).

As associações da hierarquização dos fatores ambientais com a estruturação de metacomunidades têm sido evidenciadas em estudos de pequena (Göthe, Angeler & Sandin 2013) e grande (Brown & Swan 2010, Henriques-Silva *et al.* 2013) escala. Deste modo, o padrão de metacomunidades Clementsiano que foi encontrado, pode ser explicado pela heterogeneidade do riacho, que define um limite ambiental entre as duas comunidades, ou seja, na cabeceira estão ambientes com maior presença de corredeiras e poções, menor profundidade e condutividade, além de possuírem melhor estado de preservação, ao passo que na porção inferior estas características são inversas. Podemos dizer que o ambiente pode ser determinante na estruturação das comunidades, mas devemos ressaltar as características (*traits*) de cada espécie, que são filtradas ao longo do gradiente ambiental (Fausch *et al.*, 2002; Chase 2007). Neste sentido, não saberíamos dizer qual a característica morfológica que poderia ser medida para identificar o motivo da ocorrência de três espécies tão distintas filogeneticamente como é o caso de *Characidium schubarti*, *Trichomycterus* sp. e *Astyanax paranae* que estiveram associadas com as comunidades de cabeceira. Entretanto, Braga & Andrade (2004) verificaram que duas espécies do gênero *Characidium* apresentam segregação ao longo no riacho. Além disso, foi verificado que estas espécies diferem tanto no número e tamanho de ovócitos, além do mais, o modo de desova é diferente devido à estratégia

das espécies sobre a estrutura ambiental em segmentos longitudinais diferenciados (Braga et al., 2007; Winemiller, Agostinho & Caramaschi 2008).

No presente estudo, evidenciamos que a comunidade à montante apresenta padrão de tabuleiro “Checkerboard”. A segregação de espécies da mesma guilda trófica tem sido evidenciada em riachos (Heino 2009; Patrick & Swan 2011; Florencio et al. 2013; Heino & Grönroos 2013). A especiação alopátrica e eventos que refletem na história biogeográfica e evolutiva podem ser os principais fatores que geraram o padrão de metacomunidades (Diamond 1975, Connell 1980, Gottelli & MacCabe 2002). Por exemplo, as espécies *Astyanax paranae*, *Characidium schubarti* e *Trichomycterus* sp., que ocorrem de forma dominante na maioria dos pontos amostrais das comunidades à montante representam diferentes guildas alimentares (i.e. onívoro, invertívoro, herbívoro/detrítívoro, respectivamente) e de uso de habitat (i.e. nectônico, bentônico e bentônico, respectivamente) (Cassati & Castro 2006). Estas mesmas guildas são representadas por as outras nove espécies que ocorreram nestes pontos. Deste modo, espécies em guildas similares podem apresentar sobreposição de nicho, sendo que os recursos oferecidos (i.e. abrigo) podem se tornar limitantes nas comunidades à montante (Fausch et al. 2002). É possível portanto, que o padrão de tabuleiro à montante esteja relacionado com a ordem e capacidade das espécies em chegar nestes ambientes que apresentam limitações no componente espacial, pois a disponibilidade de ambientes tende a se tornar menos frequente no sentido foz-nascente. A limitação alimentar não deve ser importante, pois estas espécies consomem predominantemente invertebrados (Gomiero & Braga 2008; Peressin 2013), que é um recurso altamente abundante em riachos tropicais de baixa ordem (Angermeier & Karr 1983).

Por outro lado, de acordo com a análise dos elementos da estrutura de metacomunidades (EMS) a comunidade à jusante não apresentou coerência. A não aceitação da hipótese alternativa não significa aceitar a hipótese nula (Gotelli & McGill 2006), o que permite a existência de outras hipóteses alternativas. Conforme proposto pela teoria do modelo neutro, os indivíduos da comunidade local podem apresentar condições equiprováveis de mortalidade, natalidade, migração e especiação (Hubbell 2001). De acordo com este modelo, a interação das espécies e a capacidade de chegada não são os fatores mais importantes na estruturação da metacomunidade, em vez disso, são imprescindíveis os eventos estocásticos (Chase & Bengtsson 2010). Mesmo não sendo aplicada uma análise para verificar o modelo de Hubbell da Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (McGill, Maurer & Weiser 2006), análises particionadas

podem ser boas predictoras para este modelo (Gotelli & McGill 2006). Deste modo, mesmo não sendo testada a neutralidade apropriadamente, pela EMS verificamos que não há coocorrência das espécies explicada pelo gradiente longitudinal, sendo possível que eventos estocásticos sejam determinantes na estruturação da comunidade à jusante.

A maioria dos trabalhos que discutem os padrões e processos geradores de metacomunidades analisaram ambientes com limites bem definidos (i.e. sistemas de lagos), o que facilita a compreensão dos processos de dispersão do grupo estudado (Heino 2013; Göthe, Angeler & Sandin 2013). No presente trabalho estudamos um sistema aberto e ainda assim, pudemos verificar a ocorrência de limites bem definidos nas comunidades icticas. Ao invés de arbitrariamente classificar as comunidades pela ordem do canal, utilizamos ferramentas (EMS) que apresentaram critérios na definição da estrutura de metacomunidades (Landeiro *et al.* 2011). A EMS foi coerente com a análise de ordenamento indireto que por sua vez foi explicada pelo gradiente ambiental, mostrando-se um método adequado na busca de padrões de metacomunidades (Presley *et al.* 2009; Presley *et al.* 2012; Henriques-Silva *et al.* 2013). Deste modo, foi possível analisar os mecanismos das metacomunidades neste sistema aberto (Nekola & White 1999; Chase *et al.* 2005; Soininen, McDonald & Hillebrand 2007).

Podemos dizer que as comunidades à montante são explicadas pelo modelo *species sorting*, pois somente os efeitos locais foram evidenciados (Chase *et al.* 2005; Chase & Bengtsson 2010). A análise de DDR aplicada para a comunidade à montante indica que os efeitos regionais não são os mais importantes, ou seja, não foi evidenciado processo dirigido pela dispersão (Nekola & White 1999; Soininen, McDonald & Hillebrand 2007). Este mesmo processo tem sido observado para macroinvertebrados em riachos de 1ª ordem (Brown & Swan 2010; Göthe, Angeler & Sandin 2013). Com relação aos efeitos locais, não detectamos relações entre similaridade ambiental e distância. A similaridade biológica (diversidade β) se manteve constante ($n = 15$, média = 0,55) em todas as cabeceiras e o mesmo ocorreu com as variáveis ambientais, deste modo, não foi possível detectar relação entre elas (Chase *et al.* 2005). Isto indica convergência das espécies nas cabeceiras dos riachos, sendo explicada pela característica das espécies (Lamouroux, Poff & Angermeier 2002), além dos efeitos ocasionados pela interação de espécies, verificada pelo padrão de tabuleiro. Deste modo, podemos concluir que as comunidades de peixes das cabeceiras são fortemente influenciadas pelos efeitos locais, que corresponde ao modelo *species sorting*.

O modelo *mass effects* assume que ocorre balanço entre as espécies na capacidade de colonização e propagação no ambiente, ou seja, algumas espécies são favorecidas em alguns ambientes e em outros não (Leibold et al. 2004). Sendo assim, as espécies podem persistir como comunidades *sink* (dreno) em manchas não favoráveis (caso seja mantida por imigração), e que as espécies variam na habilidade relativa para competir e colonizar uma mancha (Amarasekare & Nisbet 2001; Mouquet & Loreau 2002; Chase et al. 2005). Utilizando a análise de DDR podemos dizer que a dispersão atuou na comunidade da foz, pois a similaridade da comunidade decaiu com a distância. Isto indica que efeitos regionais (i.e. dispersão) estão estruturando esta comunidade (Chase et al. 2005). Os efeitos locais também foram evidenciados, pois a similaridade ambiental apresentou relação positiva com a distância, ou seja, os trechos de riachos da região intermediária da microbacia são mais parecidos (Grant et al. 2007). Além do mais, verificamos que existe relação entre a comunidade biológica e as variáveis ambientais. O modelo *mass effects* tem sido evidenciado em comunidades de macroinvertebrados em riachos a partir da 2ª ordem (Brown & Swan 2010; Göthe, Angeler & Sandin 2013). Deste modo, podemos assumir que os efeitos regionais e locais são igualmente importantes na estruturação da comunidade e, portanto, o mecanismo *mass effects* rege a comunidade da foz (Amarasekare & Nisbet 2001; Mouquet & Loreau 2002; Chase et al. 2005).

Estudos com macroinvertebrados têm demonstrado relação positiva da ordem do riacho com os efeitos de dispersão (Brown & Swan 2010; Göthe, Angeler & Sandin 2013), todavia, para peixes, o presente estudo indica que os filtros ambientais são mais importantes na capacidade de dispersar ao invés da ordem do riacho, pois a comunidade à montante foi encontrada em riachos de 2ª e 3ª ordem, enquanto a comunidade da foz está em riachos de 3ª e 4ª ordem. Portanto, a ordem é uma medida robusta, sendo que outras medidas permite um refinamento sobre a análise, porém, quanto mais refinados forem os dados obtidos, mais complexo tornará a compreensão sobre os dados.

O presente estudo indica que a estruturação das comunidades pode ser oriunda do gradiente ambiental, principalmente pelas variáveis em escala geomorfológica, pois as espécies ocorreram de forma discreta (i.e. padrão Clementsiano) neste gradiente. Além do mais, podemos afirmar que a comunidade à montante apresenta padrão de Tabuleiro, ou seja, existe interação entre as espécies e os efeitos locais são os fatores mais importantes na estruturação das comunidades (i.e. *species sorting*). Por outro lado, para a comunidade à jusante, a capacidade de colonização pode ser equivalente para

todas às espécies, conforme assume o modelo neutro, porém, tanto os efeitos locais quanto os regionais estão relacionados com a estruturação da comunidade (i.e. *mass effects*). Estes resultados evidenciam que análises de metacomunidades podem ser empregadas mesmo em pequena escala (i.e. em uma porção da bacia hidrográfica). O método de biomonitoramento pode ser aplicado em sistemas similares (após o reconhecimento da metacomunidade), desta forma, é possível distinguir as comunidades estruturadas por processos locais e regionais, e deste modo, avaliar os efeitos antrópicos sobre as comunidades locais da metacomunidade e aplicar ações conservacionistas às comunidades que seguem o modelo de *species sorting* e *mass effects* (Heino 2013). Por exemplo, para as comunidades mais à jusante, onde as alterações ambientais causadas pela urbanização são mais preponderantes e não há mais a possibilidade de retirar esta fonte de impacto ambiental, garantir a conectividade dos riachos é uma boa estratégia visto que as espécies se deslocam de maneira mais intensa e são muito dependentes da fonte de colonização. Por outro lado, as comunidades mais a montante, mesmo que ocorra uma desconexão com a região à jusante promovida pelo represamento dos riachos para captação de água, estas comunidades teoricamente se manterão desde que as condições locais sejam garantidas, ou seja, é premente a conservação da integridade ambiental destes trechos.

6. Referências Bibliográficas

Amarasekare, P. & Nisbet, R.M. (2001) Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and local coexistence of competing species. *The American Naturalist*, **158**, 572-584.

Angermeier, P.L. & Karr, J. R. (1983) Fish communities along environmental gradients in a systems of tropical streams. *Environmental of Biology of Fishes*, **9**, 117:135.

Angermeier, P.L & Winston. M. R. (1999) Characterizing fish communities diversity across Virginia landscapes: prerequisite for conservation. *Ecological Applications*, **9**, 335:349.

Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soininen, J., Virtanen, R. & Muotka, T. (2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 365-375.

Atmar, W. & Patterson, B.D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, **96**, 373-382.

Balon K. E. & Stewart J. D. (1983) Fish assemblages in a river unusual gradient (Luongo, Africa – Zaire system), reflections on river zonation, and description of another new species. *Environmental Biology of Fishes*, **9**, 225 - 252.

Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, G. (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer, New York, NY.

Braga, F.M.S., Souza, U.P. & Carmassi, A.L. (2007) Dinâmica populacional de *Characidium lauroi* e *C. alipioi* (Teleostei, Crenuchidae) na microbacia do Ribeirão Grande, serra da Mantiqueira Oriental, Estado de São Paulo. *Acta Sci. Biol. Science*, **29**, 281-287.

Brown, B.L. & Swan, C.M. (2010) Dendritic networks structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 571-580.

Brown, B.L., Swan, C.M., Auerbach, D.A., Grant, E.H.C., Hitt, N.P., Maloney, K.O. & Patrick, C. (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **30**, 310-327.

Cassati, L. & Castro, R.M.C. (2006) Testing ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **4**, 203-214.

CBRN, Coordenadoria da Biodiversidade e Recursos Naturais. (2009) *Caderno da mata ciliar: estimativa de densidade potencial com o uso de SIG no Estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, **2**, 1-36.

Chase, J.M., Amarasekare, P., Cottenie, K., Gonzalez, A., Holt, R.D., Holyoak, M., Hoopes, M.F., Leibold, M.A., Loreau, M., Mouquet, N., Shurin, J.B. & Tilman, D. (2005) Competing theories for competitive metacommunities. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* (eds M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt), pp 335-354.

Chase, J.M. & Bengtsson J. (2010) Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. *Community ecology: Processes, Models and Applications* (eds H.A. Verhoef & P.J. Morin), pp 57-68.

Cetra, M. & Petrere-Jr. M. (2007) Associations between fish assemblage and riparian vegetation in the Corumbataí River Basin (SP). *Braz. J. Biol.* **67**, 191-195.

Chase, J.M. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**, 17430-174.

Cruz, B.B., Miranda, L.E. & 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.

Dallas, T. (2013) Metacom: analysis of elements of metacommunities structure. R package version 1.0. <http://CRAN.R-project.org/package=metacom>.

Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities* (eds Cody, M.L & J.M. Diamond). Harvard Univ. Press, pp. 342-344.

Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V. & Li, H.W. (2002) Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *Bioscience*, **52**, 483-498.

- Ferreira, K. M. (2007) Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **5**, 311-326.
- Ferreira, F.C. & Petrere Jr, M. (2009) The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Hydrobiologia*, **636**, 11-34.
- Florencio, M., Gómez-Rodríguez, C., Serrano L. & Díaz-Paniagua, C. (2013) Competitive exclusion and habitat segregation in seasonal macroinvertebrate assemblages in temporary ponds. *Freshwater Science*, **32**, 650-662.
- Gauch, H.G., Whittaker, R.H. & Wentworth, T.R. (1977) A comparative study of reciprocal averaging and others ordination techniques. *J. Ecol.*, **65**, 157-174.
- Gerhard, P. (2005) Comunidades de peixes de riachos em função da paisagem da bacia do rio Corumbataí, Estado de São Paulo. Tese de Doutorado ESALQ (USP).
- Gomiero, L.M. & Braga, F.M.S. (2008) Feeding habitats of the ichthyofauna in a protected area in the state of São Paulo, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, **8**, 1-8.
- Gotelli, N.J. (2000) Null models analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606-2621.
- Gotelli, N.J. & McGill, B.J. (2006) Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, **29**, 793-800.
- Göthe, E., Angeler, D.G. & Sandin, L. (2013) Metacommunity structure in a small boreal stream network. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 449-458.
- Grant, E.H.C., Lowe, W.H. & Fagan, W.F. (2007) Living in the branches: populations dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, **10**, 165-175.
- Hanski, I.A. & Gilpin, M.E. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3-16.

Heino, J. (2009) Species co-occurrence, nestedness and guild-environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **54**, 1947-1959.

Heino, J. (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in freshwater realm. *Biological Reviews*, **88**, 166-178.

Heino, J. & Grönroos, M. (2013) Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities? *Ecography*, **36**, 926-936.

Henrique-Silva, R. Lindo, Z. & Peres-Neto, P.R. (2013) A community of metacommunities: exploring patterns in species distribution across large geographical areas. *Ecology*, **94**, 627-639.

Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (2005) *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. The University Chicago Press.

Krebs, C.J. (1989) *Ecological methodology*. Harper and Row, New York, USA.

Lamouroux, N., Poff, N.L. & Angermeier, P.L. (2002) Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, **83**, 1792-1807.

Landeiro, V.L., Magnusson, W.E., Melo, A.S., Espírito-Santo, H.M.V. & Bini, L.M. (2011) Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology*, **56**, 1184-1192.

Legendre, P. & Legendre L. (2003) *Numerical Ecology*. Elsevier. p 390 - 424.

Leibold, M.A. & Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, **97**, 237-250

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004)

The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.

Marsh-Matthews, E. & Matthews, W.J. (2000) Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence the structure of stream fish assemblages in the midwestern United States? *Ecology of Freshwater Fish*, **9**, 9–21.

McGill, B.J., Maurer, B.A. & Weiser M.D. (2006) Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, **87**, 1411-1423.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2002) Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypotheses. *The American Naturalist*, **159**, 420-426.

Naiman, R.J., Décamps, H., Pastor, J. & Johnston, C.A. (1988) The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *Journal North American Benthological Society*, **7**, 289-306.

Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867-878.

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. & Wagner, H. (2009) Vegan: community ecology package. R package version 1.15-4. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan>.

Oksanen, J. (2012) Unconstrained Ordination: Tutorial with R and Vegan. R package version 1.15-4. <http://cran.r-project.org>.

Patrick, C.J. & Swan, C.M. (2011) Reconstructing the assembly of a stream-insect metacommunity. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **30**, 259-272.

Patterson, B.D. & Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian fauna and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, **28**, 65-82.

Peressin, A. (2013) Impactos da urbanização na ictiofauna de riachos da parte superior da bacia do alto rio Paranapanema (SP), Brasil. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal de São Carlos.

Petry, A. C & Schulz U. H. (2006) Longitudinal changes and indicator species of the fish fauna in the subtropical Sinos River, Brazil. *Journal of Fish Biology* 69: 272-290.

Pielou, E.C. (1984) *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. John Wiley and Sons, New York, USA.

Poff, L. N. (1997) Landscape filters and species traits; towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **16**, 391-409.

Presley, S.J., Higgins, C.L., López-González, C. & Stevens, R.D. (2009) Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*, **160**, 781-793.

Presley, S.J., Higgins, C.L. & Willig, M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, **119**, 908-917.

Presley, S.P., Cisneros, L.M., Patterson, B.D. & Willig, M.R. (2012) Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 968-976.

Proença, A. L. (2010) *Plano Municipal de Desenvolvimento Rural Sustentável 2010-2013*. Conselho Municipal de Pilar do Sul.

Quist, M.C., Hubert, W.A. & Isaak, D.J. (2004) Fish assemblage structure and relations with environmental conditions in a Rocky Mountain watershed. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1554-1565.

Rahel, J. F. & Hubert W.A. (1991) Fish assemblages and habitat gradient in a rocky mountain-great plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**, 319 – 332.

R Development Core Team, 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>.

Ricklefs, R. E. (1987) Community Diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167-171.

Ricklefs, R. E. (2008) Disintegration of ecological community. *The American Naturalist*, **172**, 741-750.

Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3-12.

Strahler, A.N. (1952) Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *Bull Geol. Soc. Am.* **63**, 1117–1142.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N.J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, **118**, 3-17.

Willig, M.R., Presely, S.J., Bloch, C.P., Castro-Arellano, I., Cisneros, L.M., Higgins, C.L. & Klingbeil, B.T. (2011) Tropical metacommunities along elevational gradients: effects of forest type and other environmental factors. *Oikos*, **120**, 1497-1508.

Wilson, D.S. (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984-2000.

Winemiller, K.O., Agostinho A.A. & Caramaschi E.P. (2008) Fish Ecology in Tropical Streams. *Tropical Stream Ecology* (eds David Dudgeon). pp. 107–146.

APÊNDICES

Apêndice A. Descrição dos trechos de coleta do Rio Claro.

Ponto	Corpo d'água	Ordem	Latitude (S)	Longitude (W)	Elev (m)	Descrição
C1	Claro Grande	2	23°58'22"	47°41' 21"	797	Trecho composto por vegetação preservada de mata atlântica, com alto nível de sombreamento no leito. Suas margens são heterogêneas, contém a presença de rochas, vegetação, raízes, troncos e barranco. Largura média de 6 m e profundidade rasa. O substrato tem duas composições, na porção superior ocorrem predominantemente blocos e cascalhos, na porção inferior são encontrados cascalho, seixo e areia. Os meso-habitats são em sua maioria rápido e corredeira.
C2	Claro Grande	2	23°57'29"	47°41'54"	756	Trecho composto por vegetação preservada de mata atlântica, com alto nível de sombreamento no leito. Suas margens contém vegetação em maior quantidade, seguido de rochas, tronco e raízes. Largura média de 8 m e profundidade rasa. O substrato é composto em sua maioria por cascalho, matacão, seixo e bloco, respectivamente. O meso-habitat predominante é rápido.
C3	Claro Grande	3	23°56'20"	47°42'31"	737	Trecho composto por vegetação preservada, no entanto apresenta estrada em suas margens e silvicultura. O sombreamento é de 50 a 75% no leito do riacho. Largura e profundidade média de 7,5 e 0,5 m. As margens são estáveis, pois apresentam elevada quantidade de vegetação e raízes. Meso-habitat é bastante heterogêneo, apresenta rápidos, corredeiras e poções. Na parte inferior apresenta uma cachoeira de nível moderada.
C4	Claro Grande	3	23°54'52"	47°42'48"	731	Trecho composto por mata degradada e silvicultura. Sombreamento de 50 a 75% de seu leito. As margens são na maioria não estáveis, ou seja, presença de barranco e solo exposto, entretanto apresenta vegetação em menor porção. Sua largura e profundidade média são de 6 e 0,3 m, respectivamente. Apresenta substratos intermediários, com predominância de cascalho, matacão e seixo, respectivamente. Rápido é o meso-habitat predominante.

C5	Rio Claro	4	23°53'19"	47°42'51"	699	Trecho composto por mata degradada e agricultura. Sombreamento de 26-50% do leito. Suas margens são compostas predominantemente por barranco. A largura e profundidade média são de 6 e 0,35 m, respectivamente. O substrato apresenta em sua maioria partículas grandes, matacão, seixo, cascalho e bloco. Rápido é o meso-habitat predominante. Este trecho faz a união dos riachos Clarinho e Claro Grande.
C6	Rio Claro	4	23°51'54"	47°43'46"	678	Trecho composto em sua maioria por mata degradada e uma menor porção de pastagem. Sombreamento de 50 a 75% do leito. As margens apresenta barranco. A largura e profundidade média são de 6,6 e 0,4 m, respectivamente. O substrato é composto em sua maioria por partículas grandes, blocos, seixos, troncos e cascalho. Rápido é o único meso-habitat encontrado no trecho.
C7	Rio Claro	4	23°51'51"	47°46'27"	670	Trecho composto em sua maioria por mata degradada e uma menor porção de pastagem. Sombreamento de 50 a 75% do leito. As margens apresenta barranco. A largura e profundidade média são de 7 e 0,5 m, respectivamente. Partículas pequenas de substrato foram predominantes, areia, cascalho e silte. Rápido é o único meso-habitat encontrado.
CL1	Clarinho	2	23°54'21"	47°39'12"	818	Trecho composto por mata degradada. Sombreamento de 0 a 25 & do leito. Suas margens são na maioria compostas por rochas, barranco e vegetação, respectivamente. A largura e profundidade média são de 4,4 e 0,4 m, respectivamente. O substrato é composto por partículas grandes, blocos, matacão, cascalho e seixo. O substrato predominante é de corredeira e apresenta uma pequena porção de rápido.
CL2	Clarinho	2	23°53'32"	47°39'38"	762	Trecho composto por mata degradada e silvicultura. Sombreamento de 25% de seu leito. Nas margens predomina vegetação e rochas, respectivamente. A largura e profundidade média são de 5,5 e 0,25 m, respectivamente. O substrato é composto por partículas grandes (blocos, matacão, cascalho e seixo). O substrato predominante é de corredeira e apresenta uma pequena porção de rápido.

Apêndice B. Descrição dos trechos de coleta do rio Pinhal.

Ponto	Corpo d'água	Ordem	Latitude (S)	Longitude (W)	Elev.	Descrição
P1	Pinhalzinho	3	23°58'5.4"	47°46'40"	693	Trecho composta por mata atlântica preservada. Sombreamento superior a 76 % em seu leito. Margens composta por vegetação, rochas e barranco. A largura e profundidade média são de 6,7 e 0,38 m, respectivamente. O substrato apresenta bloco, areia, seixo e cascalho. O meso-habitat é heterogêneo, pois apresenta rápido, corredeira e poção.
P2	Pinhalzinho	3	23°57'8.5"	47°46'23"	690	Trecho composta por mata preservada, entretanto contém estrada em uma das margens. Sombreamento superior a 76 % em seu leito. Margens composta por barranco. A largura e profundidade média são de 6,5 e 0,4 m, respectivamente. O substrato têm predominância de seixo, matacão, cascalho e areia, respectivamente. Rápido é o meso-habitat predominante.
P3	Pinhal	4	23°56'16"	47°46'42"	685	Trecho composto tanto por mata preservada, degradada e ocupação urbana. Sombreamento de 50% do leito do rio. Margens composta por barranco e vegetação. A largura e profundidade média são de 8,7 e 0,5 m, respectivamente. O substrato é composto por matacão, seixo, cascalho e bloco. Rápido é o meso-habitat predominante.
P4	Pinhal	4	23°53'28"	47°46'6.3"	669	Trecho composto tanto por mata preservada, degradada e ocupação urbana. Sombreamento superior a 25%. Margens com predominância de vegetação. A largura e profundidade média são de 12,7 e 0,5 m, respectivamente. O substrato é composto principalmente por partículas grandes, matacão, seixo e bloco. Rápido é o meso-habitat predominante.
P5	Pinhal	4	23°52'47"	47°46'34"	661	Trecho composto pela agricultura e mata degradada. Sombreamento de 50% do leito do rio. Margens com predominância de barranco e solo exposto, respectivamente. A largura e profundidade média são de 7,4 e 0,6 m, respectivamente. O substrato é dividido entre pequenas e grandes partículas, contém seixo, cascalho, matacão e silte. Rápido é o único meso-habitat encontrado.
P6	Pinhal	4	23°52'13"	47°46'34"	649	Trecho composto pela agricultura e mata degradada. Sombreamento de 50% do leito do rio. Margens com predominância de barranco e solo exposto, respectivamente. A largura e profundidade média são de 7,0 e 0,7 m, respectivamente. O substrato é predominante em partículas pequenas, sendo cascalho, silte e areia. Rápido é o único meso-habitat encontrado.

Apêndice C. Registro fotográfico dos trechos de coleta do rio Claro.



C1



C2



C3



C4



C5



C6



C7



CL1



CL2

Apêndice D. Registro fotográfico dos trechos de coleta do rio Pinhal.



P1



P2



P3



P4



P5



P6

Apêndice E. Lista taxonômica e número de tomo dos exemplares capturados nos riachos da parte superior da bacia do alto rio Paranapanema. DZSJRP= Coleção do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP - *campus* São José do Rio Preto.

	Número de tomo (DZSJRP)
Ostariophysi	
Characiformes	
Characidae	
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	13655
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	13673/13682
<i>Astyanax paranae</i> Eigenmann, 1914	15325
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	13663
<i>Hyphessobrycon anisitsi</i> (Eigenmann, 1907)	15327
<i>Piabina argentea</i> Reinhardt, 1867	15330
Crenuchidae	
<i>Characidium gomesi</i> Travassos, 1956	13643/13665
<i>Characidium schubarti</i> Travassos, 1955	13650
<i>Characidium zebra</i> Eigenmann, 1909	13645
Parodontidae	
<i>Parodon nasus</i> Kner, 1859	13642
Siluriformes	
Heptapteridae	
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i> Schubart & Gomes, 1959	13648
<i>Imparfinis borodini</i> Mees & Cala, 1989	13694
<i>Imparfinis mirini</i> Haseman, 1911	13666
<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i> (Schubart, 1964)	13656
<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann, 1917	13695
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	13685
Loricariidae	
<i>Hisonotus</i> sp.	15323
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	13692/13701
<i>Hypostomus nigromaculatus</i> (Schubart, 1967)	15319/15320
<i>Neoplecostomus</i> sp.	13676
<i>Rineloricaria pentamaculata</i> Langeani & Araújo, 1994	13686
Trichomycteridae	
<i>Trichomycterus</i> sp.	13687/15324
Acantopterygii	
Cyprinodontiformes	
Poeciliidae	
<i>Phalloceros reisi</i> Lucinda, 2008	13699
Synbranchiformes	
Synbranchidae	
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	13667
Perciformes	
Cichlidae	
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	13674

Apêndice F. Fotografias dos exemplares presentes na coleção didática do Laboratório de Ecologia de Peixes de Riachos da Ufscar-Sorocaba.

CHARACIFORMES



Astyanax altiparanae



Astyanax fasciatus



Astyana paranae



Bryconamericus stramineus



Hyphessobrycon anisitisi



Piabina argentea



Characidium gomesi



Characidium schubarti



Characidium zebra



Paradon nasus

SILURIFORMES



Cetopsorhamdia iheringi



Imparfinis borodini



Imparfinis mirini



Phenacorhamdia tenebrosa



Pimelodella avanhandavae



Rhamdia quellen



Hisonotus sp.



Hypostomus ancistroides



Neoplecostomus sp.



Rineloricaria pentamaculata



Trichomycterus sp.

CYPRINODONTIFORMES



Phalloceros reisi

SYNBRANCHIFORMES



Synbranchus marmoratus

PERCIFORMES



Geophagus brasiliensis