

Universidade Federal de São Carlos
Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos
Renováveis

Guilherme Raphael Camargo Arcanjo Silva

Estrutura da metacomunidade de peixes em riachos urbanizados na
Bacia do Rio Sorocaba

Sorocaba

2026

Universidade Federal de São Carlos
Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de
Recursos Renováveis

Guilherme Raphael Camargo Arcanjo Silva

Estrutura da metacomunidade de peixes em riachos urbanizados
na Bacia do Rio Sorocaba

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos

Orientação: Prof. Dr. Maurício Cetra

Sorocaba

2026

Silva, Guilherme Raphael Camargo Arcanjo

Estrutura da metacomunidade de peixes em riachos urbanizados na Bacia do Rio Sorocaba / Guilherme Raphael Camargo Arcanjo Silva -- 2026.
40f.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, Sorocaba

Orientador (a): Maurício Cetra

Banca Examinadora: Augusto João Piratelli, Alexandre

Peressin, Welber Senteio Smith, Rodrigo da Silva

Almeida

Bibliografia

1. Metacomunidade. 2. Quasi-Estrutura Clementsiana. 3. Peixes de riachos urbanos. I. Silva, Guilherme Raphael Camargo Arcanjo. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática (SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano -

CRB/8 6979



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências e Tecnologias para Sustentabilidade

Programa de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis

Folha de Aprovação

Defesa de Tese do Curso de Pós-Graduação em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis de Doutorado do candidato Guilherme Raphael Camargo Arcanjo Silva, realizada em 05/05/2026.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Maurício Cetra (UFSCar)

Prof. Dr. Augusto João Piratelli (UFSCar)

Prof. Dr. Alexandre Peressin (UFSCar)

Prof. Dr. Welber Senteio Smith (UNIP)

Dr. Rodrigo da Silva Almeida (AUTÔNOMO (Jaçanã Consultoria))

Dedico

A meu primogênito, Ravi e meus outros futuros descendentes

Resumo

SILVA, G. R. C. A. **Estrutura da metacomunidade de peixes em riachos urbanizados na Bacia do Rio Sorocaba**. 2026. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais) – Universidade Federal de São Carlos, *campus* Sorocaba, Sorocaba, 2026.

A urbanização atua como um filtro ambiental restritivo que desestrutura a biodiversidade aquática por meio da “Síndrome do Rio Urbano”. Este estudo investigou a estrutura da metacomunidade de peixes em 18 riachos urbanos em Sorocaba (Sudeste do Brasil), a fim de determinar se a assembleia das comunidades é guiada pela seleção ambiental ou por processos espaciais. Aplicamos a proposta de Elementos da Estrutura da Metacomunidade (EEM), a decomposição da diversidade beta (métodos de Baselga e Podani) e Mapas de Vetores Próprios Assimétricos (AEM) para modelar a dispersão direcional. Foram coletados 2.246 indivíduos de 18 espécies. A análise de EEM revelou um padrão Quasi-Clementsiano, caracterizado por coerência positiva significativa e alto agrupamento de limites, indicando que grupos de espécies se substituem ao longo de um gradiente latente de Índice Físico de Habitat (IFH). A decomposição da diversidade beta pelo método de Podani demonstrou que a diferença de riqueza (59,2%) superou a substituição (40,7%), sinalizando um severo empobrecimento faunístico por aninhamento. A Análise de Redundância Parcial (pRDA) confirmou que a fração ambiental (IFH) explicou significativamente a variação da comunidade, enquanto o componente espacial puro não foi significativo. Esses resultados demonstram que a degradação do habitat local especificamente a perda de cobertura vegetal e a homogeneização do substrato sobrepõe-se à dispersão regional na estruturação das assembleias de peixes urbanos. Espécies sensíveis são eliminadas sem substituição por especialistas, deixando “vagas de nicho” ocupadas por generalistas tolerantes, como *Phalloceros harpagos*. Esforços de conservação devem priorizar a restauração de zonas ripárias e da complexidade morfológica do leito, em vez de apenas a conectividade hidrológica, para mitigar a homogeneização biótica em paisagens urbanas tropicais.

Palavras-chave: Metacomunidade. Quasi-Estrutura Clementsiana. Peixes de riacho.

ABSTRACT

Urbanization acts as a restrictive environmental filter that disrupts aquatic biodiversity through the "Urban Stream Syndrome." This study investigated the fish metacommunity structure in 18 urban streams in Sorocaba, SE Brazil, to determine whether community assembly is driven by environmental selection (species sorting) or spatial processes. We applied the Elements of Metacommunity Structure (EEM) framework, beta diversity decomposition (Baselga and Podani methods), and Asymmetric Eigenvector Maps (AEM) to model directional dispersal. A total of 2,246 individuals from 18 species were collected. EEM analysis revealed a Quasi-Clementsian pattern, characterized by significant positive coherence and high boundary clumping, indicating that species groups replace one another along a latent gradient of Physical Habitat Index (PHI). Beta diversity decomposition via the Podani method showed that richness difference (59.2%) outweighed replacement (40.7%), signaling a severe nestedness-like faunal impoverishment. Partial Redundancy Analysis (pRDA) confirmed that the environmental fraction (PHI) significantly explained community variation, while the pure spatial component (AEM) was non-significant. These results demonstrate that local habitat degradation specifically loss of canopy cover and substrate homogenization overrides regional dispersal in shaping urban fish assemblages. Sensitive species are eliminated without replacement by specialists, leaving "niche vacancies" occupied by tolerant generalists like *Phalloceros harpagos*. Conservation efforts must prioritize the restoration of riparian zones and instream morphological complexity over simple hydrological connectivity to mitigate biotic homogenization in tropical urban landscapes.

Keywords: Metacommunity. Clementsian Quasi-Structure. Stream fishes

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Município de Sorocaba em relação ao estado de São Paulo (Sudeste brasileiro)

Figura 2 - Quasi – Estrutura de metacomunidade Clementsiana, padrão de assembleias de peixes de riacho da bacia do Rio Sorocaba

Figura 3 - Ordenação da estruturação da ictiofauna em relação as variáveis físicas

Figura 4 - Efeito do IFH sobre a Riqueza de Espécies

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Pontuação que cada amostra apresentou seguindo o protocolo do IFH.

Tabela 2 - Lista das espécies capturadas nos riachos urbanos do município de Sorocaba.

Tabela 3 - Resultados da correlação entre variáveis ambientais e a estrutura da comunidade biológica

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

EEM - Elementos de Estrutura de Metacomunidades

IFH – Índice Físico de Habitat

EAM - mapas de autovetores assimétricos

SUMÁRIO

1. Introdução.....	12
2. Material e Métodos.....	15
2.1 Amostragem da Ictiofauna.....	18
2.2 Análise da Estrutura da Metacomunidade.....	18
2.3 Decomposição da Diversidade Beta (β).....	20
2.4 Identificação de Mecanismos.....	21
3. Resultados.....	21
4. Discussão.....	26
5. Referências.....	33
6. Anexo I.....	39
7. Anexo II.....	41

1. Introdução

A urbanização contemporânea representa uma das formas mais severas e irreversíveis de alteração do uso do solo (Foley *et al.*, 2005), consolidando-se como um dos filtros ambientais mais restritivos para a biota aquática neotropical (Arantes *et al.*, 2019). Mais do que a introdução de poluentes, o crescimento urbano desordenado altera profundamente os processos ecológicos fundamentais, como o regime de variações hidrológicas sazonais e o aporte de matéria orgânica (Paul e Meyer, 2001). Em biomas de alta biodiversidade, como a Mata Atlântica e o Cerrado, a substituição da cobertura vegetal por superfícies impermeáveis modifica a dinâmica energética dos ecossistemas lóticos, transformando riachos que antes eram sistemas heterogêneos complexos em canais simplificados bioticamente (Dudgeon *et al.*, 2006).

Essa degradação sistêmica é descrita pelo conceito de “Síndrome do Riacho Urbano” (Walsh *et al.* 2005), que caracteriza um conjunto de sintomas ecológicos observados em cursos d'água sob influência urbana. Os principais sintomas desta síndrome são, aumento na frequência e magnitude de picos de vazão logo após as precipitações, alteração da morfologia do canal, devido a erosão excessiva das margens, aumento do leito, perda de mesohabitats (corredeira, rápido e poções), declínio da qualidade da água, com elevação das concentrações de nutrientes e contaminantes e a simplificação biótica, que resulta da redução da riqueza de espécies com perda de táxons especialistas e favorecimento de organismos generalistas.

Nos riachos esses sintomas manifestam-se de forma aguda, pois a rápida perda da mata ciliar elimina o sombreamento e a entrada de serapilheira (Pusey e Arthington, 2003), enquanto a instabilidade hidrológica atua como um distúrbio físico muito forte, impedindo a recolonização por espécies nativas como previsto na teoria do rio contínuo (Vannote *et al.*, 1980).

Sabe-se que uma comunidade biológica resulta de processos que atuam em escala local e regional, pois as comunidades de peixes não são estruturadas apenas por filtros ambientais locais imediatos, mas também por processos operando em escala regional formando um conjunto de comunidades interligadas por dispersão e conseqüentemente formando uma metacomunidade (Heino *et al.*, 2015).

De acordo com Leibold *et al.* (2004), em sistemas preservados, as metacomunidade podem ser explicadas por seleção de espécies, efeito de massa, dinâmica

de manchas e aleatória. O conceito de seleção de espécies baseia-se na premissa de que a heterogeneidade ambiental e a seleção local são os principais determinantes da composição das comunidades. Nesse contexto, as características abióticas locais atuam como um filtro ecológico sobre as espécies. No entanto, essa dinâmica depende estritamente das taxas de dispersão, isto é, se a conectividade entre os trechos for severamente limitada (baixa taxa de colonização), espécies potencialmente aptas podem não alcançar o local. Por outro lado, quando os trechos permitem a dispersão, os indivíduos conseguem colonizar novos habitats, estabelecendo-se com sucesso apenas onde as condições ambientais forem favoráveis à sua sobrevivência. Já o efeito de massa desafia a ideia de que o nicho é o único determinante, mostrando que o fluxo de indivíduos pode manter populações em locais subótimos (sumidouros) em relação a condição que espécie necessita para sobreviver, assim a ideia central é a imigração alta compensar a baixa taxa de reprodução local (dinâmica fonte-dreno). No contexto de dinâmica de manchas enfatiza como o *trade-off* entre colonização e competição promove a diversidade local. Conforme proposto por Hastings (1980), a ocorrência de distúrbios frequentes nas manchas impede a colonização do habitat pelas espécies competidoras ("clímax"). Isso abre janelas de oportunidade para que espécies pioneiras ou "fugitivas", que possuem alta capacidade de dispersão, mas não são boas competidoras, colonizem a mancha, garantindo a coexistência de ambas as estratégias no sistema. Por fim a teoria neutra ou aleatória reflete a mudança de paradigma que veio com Stephen Hubbell (2001), onde ele propôs que, em níveis tróficos similares, as diferenças entre espécies são irrelevantes e a biodiversidade é mantida por um equilíbrio estocástico entre dispersão, especiação e extinção. Nesse sentido a demografia é o que importa, nascimento, morte e migração ocorrem ao acaso, como se as espécies fossem "peças" idênticas em um tabuleiro.

No entanto, a urbanização pode subverter essa dinâmica ao introduzir barreiras físicas e químicas (barramentos, bueiros e zonas de anoxia) que interrompem a dispersão. Essa fragmentação altera o equilíbrio dinâmico das comunidades, levando à limitação da dispersão, ao desacoplamento da seleção de espécies e à homogeneização biótica (Olden e Rooney, 2006).

Nesse contexto, a intensificação do uso do solo urbano atua como um filtro ambiental severo. Conforme demonstrado por Teresa e Casatti (2017), o gradiente de urbanização seleciona negativamente determinados atributos funcionais dos organismos. Sob forte pressão antrópica, traços ecológicos associados a especializações de habitat ou

dieta tendem a desaparecer, enquanto atributos ligados à resiliência e à plasticidade ecológica passam a dominar as taxas de colonização. Como verificado por Casatti *et al.* (2009), a perda de integridade biótica segue um padrão previsível de substituição taxonômica, exemplificado pela abundância de Poeciliídeos, que possuem plasticidade trófica como *Poecilia reticulata*, que prosperam na monotonia dos habitats urbanos em detrimento da perda de heterogeneidade ambiental.

Para verificar a seleção ambiental, a homogeneização dos trechos de riachos e o isolamento das comunidades ocasionados por barreiras físicas e químicas a aplicação da técnica de Elementos de Estrutura de Metacomunidades (EEM), proposta por Leibold e Mikkelsen (2002), em um conjunto de riachos urbanos pode trazer luz para entender a organização e a estruturação da metacomunidade. A EEM utiliza uma abordagem baseada em três métricas: Coerência, substituição de espécies e delimitação dos limites. A coerência mede se as espécies estão respondendo a um gradiente ambiental comum. Dizer que uma metacomunidade é coerente significa que a distribuição das espécies segue um padrão lógico e contínuo ao longo desse gradiente, se não houver essa ordem e as espécies estão ao acaso, a distribuição é considerada aleatória. Para verificar se as espécies mudam de um local para outro ao longo do gradiente, dois padrões podem ser detectados aninhamento e substituição, onde as espécies se substituem mutuamente ao longo do gradiente, sugerindo especialização de nicho ou competição. Se a distribuição das espécies possui limites claros, criando zonas de transição claras (formando ecótonos), surge a estrutura Clementsiana ou caso a competição seja mais importante surge o padrão uniformemente espaçada, onde grupos de espécies aparecem e desaparecem juntos. Por outro lado, se as espécies respondem individualmente a um gradiente ambiental, sem formar grupos fixos, surge a estrutura Gleasoniana.

Juntamento com a EEM, compreender os componentes da diversidade beta, ou seja, a variação na composição de espécies entre diferentes locais, trará luz aos padrões de substituição de espécies. O aninhamento é um padrão estrutural em metacomunidades onde as espécies presentes em locais com baixa riqueza (comunidades pobres) são um subconjunto das espécies encontradas em locais com alta riqueza (comunidades ricas) uma vez que a ideia é a perda de espécies não ser aleatória, existe uma ordem de extinção ou de colonização que faz com que as comunidades "menores" sejam versões simplificadas das "maiores". Em contrapartida, utilizando também Podani e Schmera (2011) e Carvalho *et al.* (2012), propõem-se uma partição que prioriza a diferença de

riqueza em detrimento do aninhamento estrito. Para esses autores, a diferença de riqueza é um processo ecológico autônomo, muitas vezes resultante de filtros ambientais severos que eliminam espécies sem necessariamente seguir um padrão de subconjuntos.

O município de Sorocaba apresenta um cenário singular para este tipo de estudo, pois historicamente é marcada por industrialização e expansão urbana, ao passo que regionalmente a diversidade de peixes é rica conforme documentado por Smith *et al.* (2020), onde 63 espécies de peixes foram identificadas dentro dos limites do município. Esta pesquisa tem como objetivo caracterizar a metacomunidade de peixes em riachos urbanizados do município de Sorocaba utilizando o framework da EEM e verificar como a diversidade beta está estruturada. A premissa central é que o uso e ocupação do solo urbano é o gerador da seleção ambiental causador da homogeneização ambiental. Nossa previsão é que a homogeneização ambiental e a fragmentação promovem uma metacomunidade estruturada por aninhamento, caracterizada por baixa substituição e alta delimitação dos limites. A confirmação deste padrão poderá contribuir para tomadas de decisão da gestão pública, indicando que a restauração de trechos de riachos pode servir como fontes de propágulos que juntamente com a restauração da conectividade hidrológica irá contribuir para a manutenção da diversidade regional.

2. Material e Métodos

O estudo se passa na Região Neotropical, que abriga a maior diversidade de peixes de água doce do mundo, a área está inserida no bioma da Mata Atlântica, considerado um dos grandes *hotspots* de biodiversidade global, ou seja, uma região rica em espécies que não existem em nenhum outro lugar da Terra (endêmicas), mas que ao mesmo tempo é severamente ameaçada pelo desmatamento e urbanização. Localizado no interior do Estado de São Paulo (Figura 1). O município de Sorocaba compreende uma área territorial de aproximadamente 450 km², situada entre as coordenadas 23°21' e 23°35' S e 47°17' e 47°36' O, sendo atravessado pelo Trópico de Capricórnio.

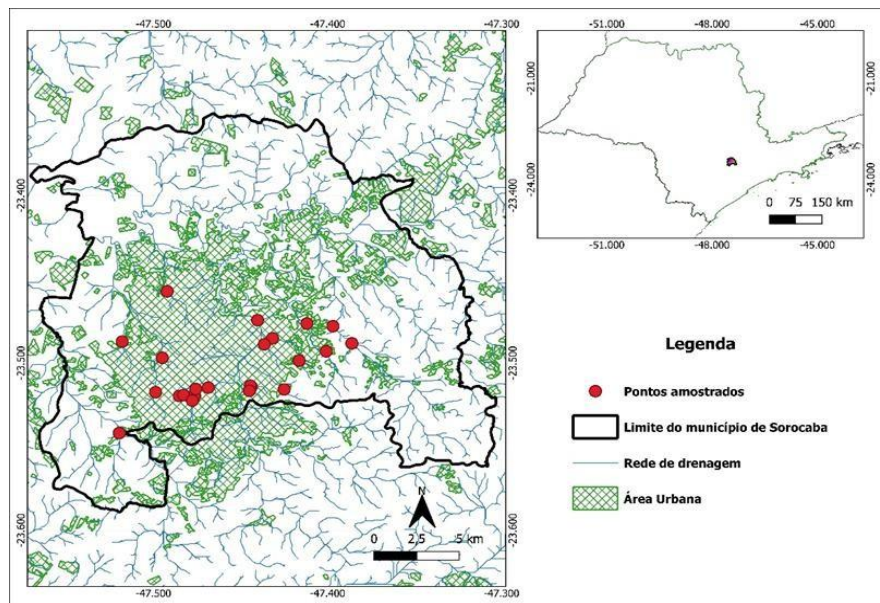


Figura 1. Município de Sorocaba em relação ao estado de São Paulo (Sudeste brasileiro)

A paisagem municipal é marcada por uma intensa pressão antrópica; segundo dados recentes, cerca de 87% da área total do município possui uso antrópico, enquanto apenas 12,8% são caracterizadas por cobertura vegetal natural (MapBiomias, 2026). Dentre as áreas alteradas, a malha urbana consolida-se como o uso predominante, ocupando aproximadamente 50% do território municipal, o que caracteriza a região como uma das drenagens mais urbanizadas do país.

Regionalmente, a área de estudo está inserida na Depressão Periférica Paulista, uma zona de transição entre o Planalto Atlântico e o Planalto Ocidental. Esta localização confere à região uma fitofisionomia original de transição entre a Floresta Estacional Semidecidual (Mata Atlântica) e áreas de Cerrado, embora os remanescentes naturais atuais estejam restritos a fragmentos isolados em meio à matriz urbana e agrícola. De acordo com a classificação de Köppen (1936), o clima predominante é o Cwa (mesotérmico de inverno seco), com verões quentes e chuvosos e invernos secos. A temperatura média anual oscila em torno de 22°C.

A rede de drenagem do município pertence à Bacia do Rio Sorocaba, principal afluente da margem esquerda do Rio Tietê (PMMA, 2014). Este, por sua vez, corre em direção ao interior do estado até desaguar no Rio Paraná, integrando a Bacia Hidrográfica do Paraná, uma das regiões hídricas mais estratégicas da América do Sul. O Rio Sorocaba drena uma área total de 5.269 km², e os riachos de menor ordem selecionados para este estudo são tributários diretos ou indiretos deste sistema principal.

Foram selecionados 18 trechos de riachos inseridos na malha urbana da cidade de Sorocaba (SP). A seleção das unidades amostrais considerou a representatividade do gradiente de urbanização e a viabilidade logística de acesso em áreas de perímetro urbano densamente ocupadas. Os trechos amostrados apresentam um gradiente de modificação estrutural, variando de canais com certa integridade em fragmentos periurbanos a canais altamente retificados e impactados por efluentes.

Avaliamos nove variáveis para descrever a qualidade dos trechos de riachos: estabilidade do substrato, variabilidade na velocidade e na profundidade, estabilidade do fluxo, deposição de sedimento, combinação de poções rápido e corredeira, alteração do canal, cobertura vegetal, estabilidade da vegetação marginal e estabilidade das margens. O índice físico de habitat (IFH) é resultado da soma dos valores de cada variável, podendo atingir o máximo de 180 pontos (Tabela 1). Para a caracterização ambiental foi aplicado um protocolo de avaliação ambiental adaptado de Barbour et al. (1999).

Tabela 1. Pontuação que cada amostra apresentou seguindo o protocolo do IFH.

Pontos	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	IFH
jdest	7	13	10	8	10	15	2	1	3	69
lond	7	13	6	6	9	6	1	1	3	52
aver	6	3	3	6	6	7	1	2	1	35
jdpag	13	14	7	10	14	10	5	7	9	89
pquesp	1	1	7	16	3	6	2	1	3	40
csal	9	10	12	11	9	11	3	3	4	72
meug	9	13	15	15	18	14	4	4	6	98
unis	17	15	16	16	18	15	9	8	10	124
ipan	15	18	19	15	20	14	10	10	10	131
lpes	13	11	11	8	10	13	4	7	6	83
cvic	8	8	8	8	8	8	4	4	4	60
frol	19	20	20	20	20	15	9	9	10	142
cmen	20	14	19	20	15	15	5	10	10	128
pvar	13	2	14	17	3	15	9	9	9	91
ecar	7	4	14	15	3	15	1	3	3	65
doro	13	11	15	15	8	15	4	9	9	99
eipa	8	4	10	10	2	7	2	1	1	45
jdsim	10	3	11	10	8	10	1	2	3	58
Med	8	8	11	13	8	11	4	4	4	69
Amp	20	20	18	18	18	12	9	9	9	115

Med = Mediana; Amp = Amplitude; V1 = estabilidade do substrato; V2 = variabilidade na velocidade e na profundidade; V3 = estabilidade do fluxo; V4 = deposição de sedimento; V5 = combinação de poções rápido e corredeira; V6 = alteração do canal; V7 = cobertura vegetal; V8 = estabilidade da vegetação marginal; V9 = estabilidade das margens

2.1 Amostragem da Ictiofauna

As amostragens foram conduzidas entre agosto e outubro de 2016, período correspondente à estação seca na região, visando minimizar a variação temporal e maximizar a eficiência de captura em condições de menor vazão. Em cada riacho, delimitou-se um trecho representativo de 70 metros, amostrado entre as 08h e 17h. A amostragem foi realizada por meio de pesca elétrica, utilizando-se um equipamento portátil (backpack LR-24 Smith Root). O esforço de coleta foi padronizado em uma única passagem de jusante para montante, explorando-se todos os microhabitats disponíveis (ex: poções, corredeiras e vegetação marginal). Optou-se pela não utilização de redes de contenção devido às características hidrológicas e ao relevo dos canais urbanos, priorizando-se a padronização do tempo de esforço.

As atividades foram realizadas sob a licença SISBIO/IBAMA/MMA nº 13352-1. Após a captura, os espécimes foram submetidos à anestesia em solução de cloridrato de lidocaína (4,5 mg/ml) até a perda dos reflexos operculares. Em seguida, os peixes foram fixados em formaldeído a 4% por 48 horas e conservados em álcool etílico a 70%. A identificação taxonômica foi realizada pelo Prof. Dr. George M.T. Mattox do Departamento de Biologia (DBio-So-UFScar) e o material testemunha foi depositado na coleção de peixes do Laboratório de Ictiologia de Sorocaba (LISO-UFSCar, campus Sorocaba).

2.2 Análise da Estrutura da Metacomunidade

Para verificar se a metacomunidade de peixes é organizada de forma determinística (não-aleatória) ao longo de um gradiente latente, utilizou-se a abordagem de EEM (Leibold e Mikkelson, 2002). As análises foram processadas no software R (R Core Team, 2024), utilizando o pacote metacom (Dallas, 2014). Esta abordagem avalia três parâmetros sequenciais na matriz de incidência (presença e ausência) ordenada por Médias Recíprocas:

I. Coerência

A coerência identifica se as espécies respondem a um mesmo gradiente ambiental latente. O cálculo baseia-se na quantificação das ausências embutidas definidas como lacunas de ausência localizadas entre os limites de ocorrência (máximo e mínimo) de uma espécie na matriz ordenada. Espera-se que, sob um gradiente real, o número de ausências embutidas seja significativamente menor do que o esperado ao acaso.

A significância estatística foi obtida via teste de Monte Carlo (999 permutações), comparando a matriz observada com matrizes nulas geradas pelo algoritmo 'r1', que mantém a riqueza fixa nos locais (totais das linhas) e preenche as colunas com base nas probabilidades de ocorrência das espécies. Caso o número de ausências embutidas seja significativamente superior ao modelo nulo, a estrutura é classificada como Tabuleiro de Xadrez; se não houver diferença significativa, a metacomunidade é considerada aleatória.

II. Substituição (Turnover)

Para as metacomunidades que apresentaram coerência positiva e significativa, avaliou-se a rotatividade de espécies (substituição). Este parâmetro mede a taxa de troca de táxons ao longo do gradiente. Valores de substituição significativamente menores que o esperado pelo modelo nulo indicam um padrão de Aninhamento, enquanto valores significativamente superiores indicam estruturas de substituição (como a Clementsiana ou Gleasoniana).

Seguindo a proposta de Presley *et al.* (2010), quando a substituição (positiva ou negativa) não apresenta significância estatística em relação ao modelo nulo, a metacomunidade é classificada como uma Quase-estrutura (ex: Quase-aninhada ou Quase-Clementsiana), indicando que, embora haja coerência, a taxa de troca de espécies não é forte o suficiente para uma classificação categórica rígida.

III. Agrupamento de Limites (Boundary Clumping)

Por fim, para distinguir entre estruturas de substituição, utilizou-se o índice de Morisita (I) para avaliar o agrupamento dos limites de distribuição das espécies na matriz:

- i. Estrutura Clementsiana ($I > 1$): Agrupamento significativo dos limites, sugerindo que grupos de espécies respondem de forma similar a barreiras ou transições ambientais, formando comunidades discretas.

- ii. Estrutura Gleasoniana ($I \approx 1$): Os limites de distribuição ocorrem de forma individualista e independente ao longo do gradiente.
- iii. Estrutura Uniformemente Espaçada ($I < 1$): Os limites de distribuição são mais dispersos do que o esperado ao acaso, sugerindo forte exclusão competitiva.

2.3 Decomposição da Diversidade Beta (β)

Utilizando a partição da diversidade beta proposta por Baselga (2010), vamos verificar se estresse urbano severo diminui a formação de comunidades distintas no contexto de paisagem urbana, forçando as comunidades a convergirem para uma composição homogênea onde a variação é governada pelo aninhamento em detrimento da substituição.

Para obter uma compreensão detalhada da variação na composição da comunidade ao longo da paisagem urbana e testar a hipótese de homogeneização biótica, analisou-se a diversidade beta (β), decompondo-a em dois componentes fundamentais: substituição de espécies (turnover) e diferença de riqueza. Segundo a abordagem de Carvalho *et al.* (2012), essa relação é expressa pela fórmula:

$$\beta_{\text{total}} = \beta_{\text{repl}} + \beta_{\text{rich}}$$

Onde:

β_{total} : representa a variação taxonômica total da comunidade, englobando tanto a substituição de espécies quanto a perda ou ganho de táxons.

β_{repl} (replacement): reflete a substituição efetiva de espécies por outras entre os trechos de riacho, indicando diferenças na composição independentes da riqueza.

β_{rich} (richness): representa a variação explicada exclusivamente pela diferença numérica de espécies (perda ou ganho), sendo o componente que reflete o aninhamento causado pela filtragem ambiental.

Para o cálculo desses componentes, foram geradas matrizes de distância pareadas baseadas no índice de Jaccard. As análises foram realizadas no software R, utilizando a função `beta.div.comp` do pacote `adespatial` (Dray *et al.*, 2023). Esta decomposição permite discernir se a variação entre os riachos de Sorocaba é ditada pela troca de espécies

sensíveis por tolerantes ou se os trechos urbanos funcionam como subconjuntos empobrecidos de áreas mais íntegras.

2.4 Identificação de Mecanismos: Extinção Ordenada vs. Colonização Diferencial

Para discernir os mecanismos ecológicos subjacentes ao padrão de aninhamento identificado pela EEM, investigou-se a contribuição relativa da extinção ordenada e da colonização diferencial. Esta análise baseia-se na correlação entre o ordenamento dos locais (extraído do primeiro eixo da Média Recíproca da EEM) e gradientes independentes de qualidade ambiental e conectividade espacial.

Utilizamos mapas de autovetores assimétricos (AEM) (Blanchet *et al.*, 2008, 2011; Legendre & Legendre, 2012) para compor preditores espaciais. O AEM é um método de filtragem espacial baseado em autofunções, projetado para modelar padrões espaciais em diferentes escalas produzidos por processos espaciais direcionais. Blanchet *et al.* (2008) criaram esse método para situações em que um hipotético processo espacial assimétrico e direcional influencia a distribuição das espécies. Landeiro *et al.* (2011) recomendaram o modelo espacial assimétrico para casos ecológicos direcionais, como riachos. Utilizamos o índice I de Moran para selecionar autofunções com autocorrelações positivas significativas com assembleias de peixes.

Para avaliar o efeito das variáveis ambientais e espaciais sobre a abundância de espécies de peixes, foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLM) (Nelder & Wedderburn, 1972) e com distribuição Poisson ou Binomial Negativa, para ajustar o erro padrão dos estimadores.

3. Resultados

Foram coletados 2246 peixes em 18 trechos de riachos, representando 18 espécies, 10 famílias e 6 ordens. Characiformes foi a ordem com maior riqueza (39%) seguida por siluriformes (28%), Perciformes (11%), Cyprinodontiformes (11%), Gymnotiformes (5,5%) e Synbranchiformes (5,5%) (Tabela 2).

Tabela 2. Lista das espécies capturadas nos riachos urbanos do município de Sorocaba. *espécies exóticas.

Ordem / Família / <i>Espécie</i> – nome popular
Characiformes
Acestrorhamphidae
<i>Astyanax lacustris</i> (Alac) (Lütken, 1875) – lambari-de-cauda-amarela
<i>Psalidodon bockmanni</i> (Pboc) Vari & Castro, 2007 - lambari
<i>Psalidodon fasciatus</i> (Pfas) (Cuvier, 1819) – lambari-de-cauda-vermelha
<i>Deuterodon intermedius</i> (Dint) (Eigenmann, 1908) - lambari
<i>Bryconamericus sp</i> (Bsp)- pequirá
Curimatidae
<i>Cyphocharax modestus</i> (Cmod) (Fernández-Yépez, 1948) – saguirú
Erythrinidae
<i>Hoplias malabaricus</i> (Hmal) (Bloch, 1794) – traíra
Cyprinodontiformes
Poeciliidae
<i>Phalloceros harpagos</i> (Phar) Lucinda, 2008 - barrigudinho
<i>Poecilia reticulata</i> (Pret) Peters, 1859* - guarú
Gymnotiformes
Gymnotidae
<i>Gymnotus sylvius</i> (Gsyl) Albert & Fernandes-Matioli, 1999 – tuvira
Perciformes
Cichlidae
<i>Geophagus iporangensis</i> (Gipo) (Quoy & Gaimard, 1824) - cará
<i>Oreochromis niloticus</i> (Onil) (Linnaeus, 1758) * - tilápia-do-nilo
Siluriformes
Callichthyidae
<i>Callichthys callichthys</i> (Ccal) (Linnaeus, 1758) - caborja
<i>Osteogaster aenea</i> (Oaen) (Gill, 1858) - caborja
Heptapteridae
<i>Imparfinis mirini</i> (Imir) Haseman, 1911 - bagrinho
<i>Rhamdia quelen</i> (Rque) (Quoy & Gaimard, 1824) – bagre
Loricariidae
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Hanc) (Ihering, 1911) - cascudo
Synbranchiformes
Synbranchidae
<i>Synbranchus marmoratus</i> (Smar) Bloch, 1795 - muçum

Os resultados da função metacom indicam que a metacomunidade de peixes nos riachos urbanos de Sorocaba não apresenta uma distribuição aleatória, organizando-se de forma determinística ao longo de um gradiente ambiental latente. Para a coerência, o valor

de estatística z é $-4,77$ com $p < 0,001$. O número de ausências incorporadas (98) é significativamente menor do que o esperado pelo modelo nulo (153,5). Isso indica uma metacomunidade coerente, onde as espécies respondem de forma conjunta ao gradiente. Para a substituição de espécies, o número de substituições observado (1753) não difere significativamente do modelo nulo ($p = 0,474$). Embora o valor absoluto seja positivo, a ausência de significância estatística impede a classificação como um turnover clássico. Por fim, o agrupamento de limites, encontrou um índice de Morisita de 2,03 com $p < 0,001$. Como o índice é significativamente maior que 1, há uma evidência de agrupamento dos limites de distribuição das espécies. A combinação de coerência significativa, turnover não significativo e agrupamento de limites elevado caracteriza um padrão Quasi-Clementsiano (Figura. 2).

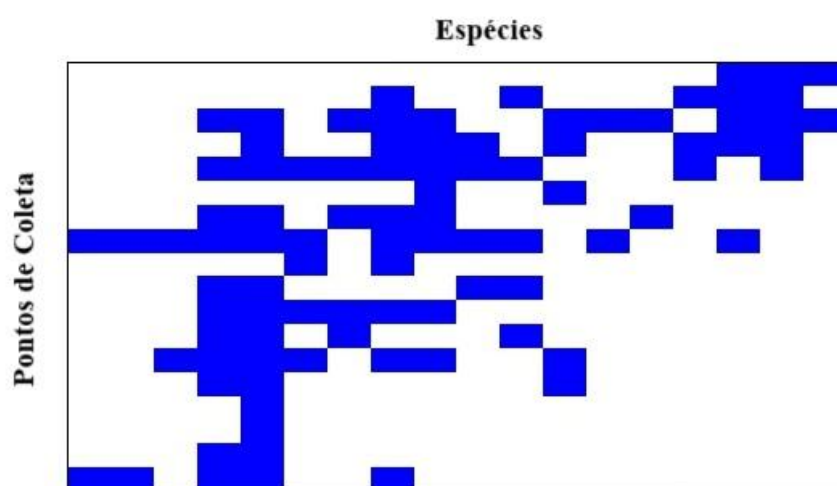


Figura 2. Quasi – Estrutura de metacomunidade Clementsiana, padrão de assembleias de peixes de riacho da bacia do Rio Sorocaba

A análise de decomposição da diversidade beta revela a natureza da variação na composição entre os trechos, onde abordagem de Baselga encontrou os índices de Jaccard indicando uma dissimilaridade total muito elevada ($\beta_{total} = 0,929$), onde a substituição é responsável pelo valor de 0,838 e o aninhamento de 0,091. Nesta métrica, a substituição de espécies é o componente preponderante, sendo responsável por aproximadamente 90% da diversidade beta total. Já a abordagem de decomposição de Podani apresentou uma perspectiva distinta, onde a diversidade beta total foi de 0,385, sendo que diferença de riqueza (RichDif) foi de 0,228 (59,2% da diversidade beta total) e substituição (Repl) de 0,157 (40,7% da diversidade beta total).

Na análise de AEM, os valores de V1 sugerem uma estruturação espacial clara entre os 18 trechos amostrados. A transição de valores negativos (cvic e jdsim com aproximadamente -0,26) para valores positivos (lond e aver com aproximadamente +0,29) indica a posição relativa dos riachos na rede hidrográfica. Observa-se também que grupos de locais compartilham escores muito próximos (cmen e frol com -0,11162), o que indica que esses pontos possuem uma história de conectividade ou posição na rede muito similar, o que pode influenciar a dispersão das espécies.

O teste de permutação para a RDA condicionada aos escores de AEM resultou em um valor de $p = 0,04$ ($F = 2,599$), indicando que a estrutura da comunidade é significativamente influenciada pelo IFH de cada trecho, independentemente da sua posição na malha urbana ou conectividade hidrológica, confirmando a existência de filtros ambientais locais severos. Como a integridade física variou amplamente (35 a 142), trechos com diferentes níveis de degradação selecionam subconjuntos distintos de espécies, independentemente de estarem próximos ou distantes espacialmente.

O teste para o componente espacial puro (AEM), controlando o efeito do IFH, não foi estatisticamente significativo ($p = 0,55$; $F = 0,82$), combinando os dados com os resultados anteriores (EEM e diversidade-beta), o cenário ecológico delineado é de uma metacomunidade que segue um padrão Quasi-Clementsiano movido por seleção ambiental. A significância apenas na fração ambiental sugere que, embora os riachos estejam conectados hidrológicamente, a "qualidade" do IFH é o que determina quem sobrevive em cada trecho. A alta substituição (turnover) observada na análise de Baselga (β (JTU) = 0,83) é, portanto, um reflexo do gradiente de degradação urbana, onde a perda de integridade física promove a troca de espécies sensíveis por tolerantes ao longo da paisagem, formando assim grupos de espécies que se associam a condições específicas de integridade física.

O biplot (figura 3) dá a ordenação sintetizada de forma clara a estruturação da ictiofauna em Sorocaba. A forte inclinação de todos os vetores ambientais para o quadrante inferior direito indica que as variáveis de integridade física estão atuando de forma sinérgica sobre a composição das espécies. O primeiro eixo (42,7%) separa claramente dois grupos ecológicos, onde no lado Esquerdo (Baixa Integridade), espécies como *Phalloceros harpagos* (P_har) e *Poecilia reticulata* (P_ret) situam-se no lado oposto as variáveis. Isso indica que esses táxons dominam os trechos com menores valores de Fluxo, Substrato e Cobertura, sendo indicadores clássicos de ambientes

urbanos severamente degradados. Já no lado direito (Alta integridade para um gradiente urbano), espécies como *Bryconamericus* sp. (B_sp), *Astyanax lacustris* (A_lac) e *Geophagus iporangensis* (G_bra) apresentam escores positivos no PC1, associando-se a trechos com maior estabilidade de fluxo, melhor cobertura vegetal e substrato (tabela 3) menos consolidado por sedimentos finos.

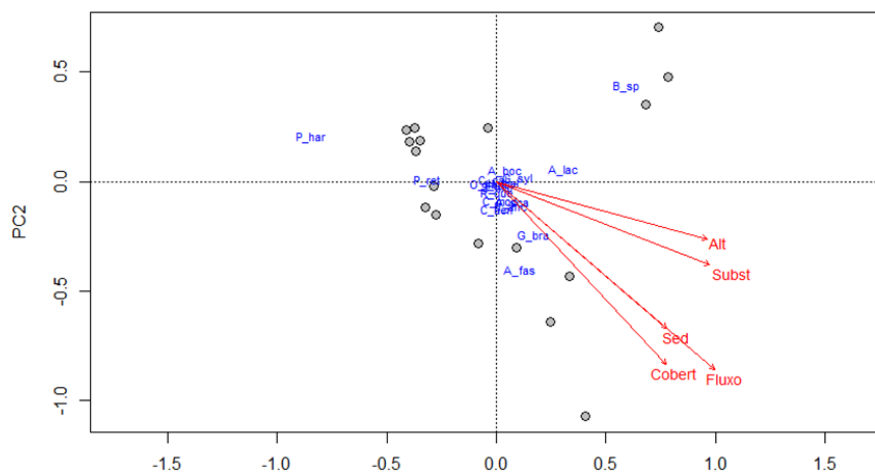


Figura 3. Ordenação da estruturação da ictiofauna em relação às variáveis físicas

Tabela 3. Resultados da correlação entre variáveis ambientais e a estrutura da comunidade biológica

Variável Ambiental	Símbolo	r ²	Pr(>r)	Tendência Biológica
Estabilidade do Fluxo	Fluxo	0.4820	0.008	Principal driver da substituição de espécies.
Cobertura Vegetal	Cobert	0.3606	0.047	Associada a espécies menos tolerantes.
Estabilidade do Substrato	Subst	0.3042	0.066	Influencia táxons com hábitos bentônicos.
Alteração do Canal	Alt	0.2767	0.082	Reflete o impacto da urbanização direta.
Deposição de Sedimento	Sed	0.2926	0.086	Gradiente de assoreamento no canal.

O valor de $p = 0,0065$ indica um efeito estatisticamente significativo. Como o coeficiente é positivo, a riqueza de espécies aumenta conforme a integridade física do riacho melhora (Figura 4). A linha vermelha representa a tendência estimada pelo GLM

com distribuição de Poisson, indicando um aumento na riqueza conforme a integridade física do habitat melhora. A área sombreada em cinza representa o intervalo de confiança de 95% e os pontos indicam os valores observados nas unidades amostrais, significando que, para cada unidade de aumento no IFH, espera-se um incremento de aproximadamente 0,68% na riqueza de espécies. Em um gradiente maior, como o observado nos dados (amplitude de ~107 unidades de IFH), a diferença predita entre o riacho mais degradado e o mais íntegro é substancial (um aumento de cerca de 142% na riqueza esperada).

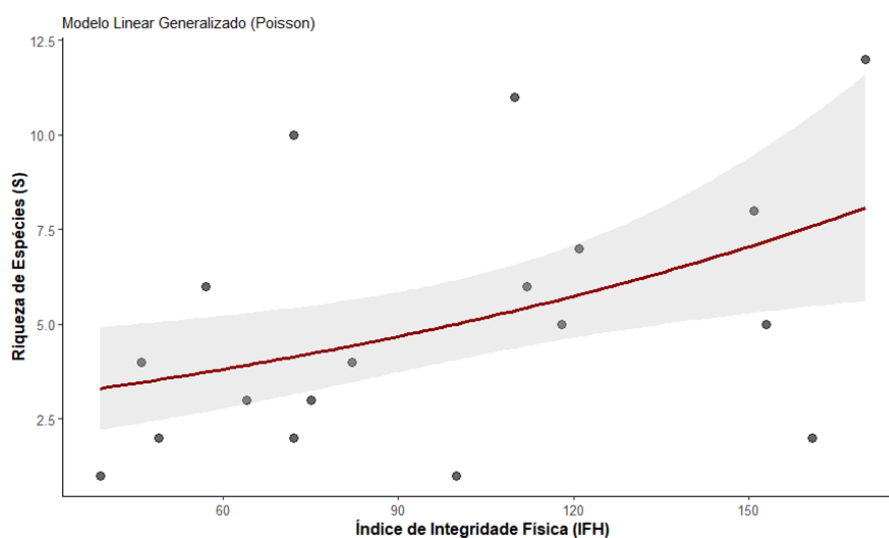


Figura 4. Efeito do IFH sobre a Riqueza de Espécies (S)

4. Discussão

A predominância das ordens Characiformes (39%) e Siluriformes (28%) corrobora o padrão amplamente documentado para a ictiofauna neotropical, onde estas ordens costumam representar a maior parcela da riqueza em riachos de cabeceira (Lowe-McConnell, 1999; Reis *et al.*, 2016). Essa composição reflete a história evolutiva da região, com caracídeos e bagres apresentando alta plasticidade trófica e adaptações morfológicas que facilitam a colonização de ambientes lóticos e pequenos cursos d'água (Casatti, 2005). A baixa representatividade de ordens como Gymnotiformes e Synbranchiformes (5,5% cada) é frequentemente observada em trechos de menor ordem, onde a complexidade de habitat e o fluxo hídrico podem restringir espécies com natação menos vigorosa ou exigências de microhabitat mais específicas (Crampton, 2011).

A significância da coerência indica que a metacomunidade de peixes em Sorocaba é estruturada por um gradiente ambiental latente, onde as espécies apresentam respostas

sobrepostas às variações do habitat. O número de ausências incorporadas substancialmente menor que o esperado pelo modelo nulo confirma que as comunidades não são montadas ao acaso, mas sim por processos de seleção ambiental (Leibold e Mikkelsen, 2002). Em sistemas urbanos, esse gradiente é frequentemente associado a "*Síndrome do Riacho Urbano*", onde parâmetros de hidrologia, poluição e simplificação do habitat ditam a viabilidade das populações (Walsh *et al.*, 2005).

O alto índice de Morisita revela um forte agrupamento de limites, na qual combinado à coerência positiva e ao turnover não significativo, caracteriza o padrão Quasi-Clementsiano. Diferente do padrão Clementsiano clássico, onde a substituição de espécies é nítida e significativa, o padrão "Quasi" sugere que, embora existam grupos de espécies que compartilham limites de distribuição, a substituição entre esses grupos ao longo do gradiente é menos abrupta sem divisões tão óbvias (Presley *et al.*, 2010). Grupos de espécies com tolerâncias ecológicas semelhantes tendem a aparecer ou desaparecer simultaneamente conforme a integridade física (IFH) se altera, o que pode estar associado a mudanças bruscas na cobertura de dossel ou substrato (Heino *et al.*, 2015). A existência desses compartimentos pode indicar limiares críticos de degradação onde apenas grupos de espécies generalistas persistem (Ferreira *et al.*, 2018). Para Fournier *et al.* (2020), regiões urbanas próximas de fontes externas tendem a ser compostas por conjuntos de espécies diferentes daqueles habitats distantes. Além disso, Shukla e Bhat (2022) sugerem tendências de coexistência de espécies com características ecológicas semelhantes, enquanto Borges *et al.* (2020) afirmam que comunidades em regiões urbanizadas da bacia do Paraná são moldadas por filtros antropogênicos, onde as pressões derivadas da urbanização e da modificação do ambiente físico eliminam as espécies mais especialistas e sensíveis à alteração do habitat. A associação com o IFH corrobora a literatura neotropical sobre a necessidade de preservação da zona ripária (Casatti *et al.*, 2012), onde a remoção da vegetação ciliar elimina o aporte natural de matéria orgânica grossa (como troncos e folhas), que são componentes fundamentais para a complexidade estrutural medida pelo IFH. Sem esse amortecimento vegetal, o ecossistema fica vulnerável ao transporte de sedimentos terrestres, resultando no soterramento de habitats reprodutivos e de alimentação. Assim, a preservação da zona ripária emerge não apenas como uma medida de proteção florestal, mas como uma estratégia essencial para mitigar os filtros antrópicos e salvaguardar a riqueza taxonômica local.

O fato de o turnover não ter sido significativamente diferente do acaso sugere que a perda de espécies em trechos degradados está mascarando a substituição biótica. Em ambientes urbanos, é comum a eliminação de espécies sensíveis, deixando subconjuntos de espécies tolerantes (Scott, 2006). No presente estudo, esse padrão fica evidente ao analisarmos a transição da fauna ao longo do gradiente ambiental. Nos riachos com menor IFH e forte pressão urbana, houve a completa ausência ou drástica redução de táxons reofilicos e bentônicos sensíveis, como os cascudos do gênero *Hypostomus* (Loricariidae), no qual dependem de substratos rochosos consolidados e águas bem oxigenadas. Em contrapartida, essas assembleias passaram a ser amplamente dominadas por espécies bioindicadoras de degradação ambiental, notadamente a *Poecilia reticulata* e *Phalloceros harpagos* ambos *Poeciliidae*. A dominância desses táxons generalistas reflete sua alta plasticidade alimentar e tolerância a condições de hipóxia, características que lhes permitem colonizar com sucesso os habitats homogeneizados pelo impacto antrópico.

A interpretação da variação na composição depende do método de decomposição escolhido, com discrepância entre Baselga e Podani, fenômeno comum devido à forma como lidam com a diferença de riqueza (Baselga, 2010; Podani e Schmera, 2011). A abordagem de Baselga revelou alta dissimilaridade ($\beta_{total} = 0,929$), onde a substituição detém 90% da explicação, indicando identidades biológicas distintas por filtros rigorosos. Em contraste, a métrica de Podani atribuiu 59,2% à diferença de riqueza, sugerindo que a perda de espécies é mais influente que a troca. Essa predominância de diferença de riqueza levanta a hipótese de um gradiente de estresse ambiental nos trechos (Legendre, 2014), indicando que a variação na composição das assembleias de peixes não é ditada pela substituição de espécies, mas sim por um processo de perda direcional de biodiversidade. Esse resultado demonstra que os riachos impactados pelo gradiente urbano funcionam como subconjuntos estritamente empobrecidos dos riachos mais preservados. À medida que o IFH declina devido à degradação da zona ripária, o estresse ambiental atua de forma cumulativa. Esse gradiente de estresse elimina as espécies especialistas sem que ocorra a colonização por novas espécies exclusivas desses ambientes degradados. Assim, a variação na diversidade beta da bacia reflete uma dinâmica de exclusão ecológica, onde os trechos de cabeceira e áreas preservadas atuam como fontes de biodiversidade, enquanto os trechos urbanizados sofrem uma

homogeneização biótica severa, retendo apenas uma fração mínima e tolerante da fauna regional.

O fato de a diferença de riqueza superar a substituição na decomposição de Podani sugere que a variação na composição da ictiofauna em Sorocaba é guiada primordialmente pela perda seletiva de táxons (empobrecimento faunístico) ao longo do gradiente, e não apenas pela troca de uma espécie por outra. Essa observação justifica a investigação da riqueza de espécies como uma variável resposta direta aos descritores ambientais, especialmente ao IFH.

Os escores de V1 representam a escala espacial ampla da rede de drenagem. A estruturação clara revelada por V1 demonstra que a variação não é estocástica, mas orientada pela configuração física da bacia (Thomaz *et al.*, 2007). A transição de escores reflete a organização ao longo do gradiente longitudinal ou entre sub-bacias (Vannote *et al.*, 1980). Trechos como cmen e frol, com escores idênticos, indicam conectividade compartilhada na teoria de Redes Dendríticas Ecológicas (Grant *et al.*, 2007), uma vez que, pontos com escores próximos no AEM indicam uma história de conectividade compartilhada. A similaridade nos escores sugere que esses locais funcionam como "nós" com propriedades de fluxo similares. Isso pode significar que a dispersão de espécies entre esses pontos é facilitada pela ausência de barreiras geomorfológicas significativas ou pela proximidade física dentro da hierarquia fluvial. Se esses locais também apresentarem biotas semelhantes, reforça-se a hipótese de que a limitação por dispersão (processos espaciais) é um mecanismo tão influente quanto a seleção de habitat (filtros ambientais) na estruturação dessas comunidades.

A estruturação espacial revelada pelo primeiro autovetor (V1) demonstra que a variação na composição das comunidades não é um processo estocástico (aleatório), mas sim orientado pela configuração física da bacia. A transição dos escores de V1 de valores negativos (trechos cvic e jdsim) para positivos (lond e aver) reflete a organização dos riachos ao longo do gradiente longitudinal ou entre diferentes sub-bacias. Essa diferenciação sugere que espécies localizadas em extremos opostos dessa escala de valores podem estar enfrentando condições ambientais distintas ou estão isoladas por grandes distâncias de rede, o que limita a troca de indivíduos e favorece a diferenciação biótica.

Os resultados dos testes de permutação para as frações puras da partição de variância fornecem evidências cruciais sobre os mecanismos que estruturam a metacomunidade de peixes nos riachos de Sorocaba. Isso confirma a existência de filtros ambientais locais severos. A significância apenas na fração ambiental sugere que, embora os riachos estejam conectados hidrológicamente, a "qualidade" do habitat (IFH) é o que determina quem sobrevive em cada trecho.

A forte associação positiva entre os vetores de cobertura vegetal (Cobert) e a estabilidade do fluxo reitera o papel modulador da mata riparia sobre a hidrodinâmica local. Ambientes termodinamicamente mais estáveis ocorrem onde a integridade da vegetação marginal otimiza os processos de infiltração e recarga do aquífero freático, mitigando os efeitos do escoamento superficial direto. Essa estabilização do regime de vazão atenua os picos de distúrbio hidráulico e garante a manutenção do fluxo de base durante períodos de estiagem, estabelecendo um filtro ambiental que favorece a persistência de espécies especialistas e menos tolerantes a flutuações drásticas de habitat. Adicionalmente, a forte associação entre os vetores de Alteração do Canal (Alt) e Substrato (Subst) evidencia o acoplamento entre a geomorfologia do leito e a integridade do habitat bentônico. Modificações na seção transversal e nas margens do canal frequentemente resultam em processos de assoreamento e homogeneização do compartimento de fundo. Esse decréscimo na heterogeneidade do substrato caracterizado pela perda de substratos duros e consolidados, como cascalho e matacões, adicionado ao incremento de sedimentos finos restringem a disponibilidade de microhabitats essenciais para a fixação, refúgio e alimentação da comunidade bentônica. A espécie *Phalloceros harpagos* (P_har) aparece isolada no quadrante superior esquerdo, o distanciamento de *P. harpagos* em relação às demais espécies reflete sua assinatura biológica singular e comportamento nitidamente generalista. O posicionamento isolado desta espécie indica uma forte tolerância ecológica a ambientes severamente alterados, onde a degradação do canal e a homogeneização do substrato atuam como barreiras excludentes para táxons mais sensíveis, permitindo que *P. harpagos* atinja dominância ecológica em riachos impactados, sugerindo que ela não apenas tolera a degradação, mas atinge suas maiores abundâncias justamente onde os filtros ambientais de integridade são mais restritivos (o chamado "vazio de nicho" deixado pelas espécies sensíveis) (Araújo *et al.*, 2009). Esta visualização confirma que a metacomunidade possui uma organização Quasi-Clementsiana, onde a transição entre o "bloco" de espécies tolerantes (esquerda) e o

"bloco" de espécies mais exigentes (direita) é mediada pelo IFH. Esse arranjo em blocos discretos confirma que o desmonte da qualidade física do habitat atua como um filtro ambiental descontínuo, segregando a metacomunidade em guildas com limiares de tolerância bem definidos.

A alta abundância amostrada (2331 indivíduos) concentrada em um reduzido número de espécies indica uma acentuada dominância de táxons tolerantes sob estresse antrópico (Kennard *et al.*, 2006). Essa configuração biológica reflete-se na divergência observada entre os componentes de partição da diversidade beta através das análises de Baselga e de Podani. Enquanto a abordagem de Baselga enfatiza o turnover, o método de Podani revela que a variação na riqueza de espécies entre os trechos exerce a influência majoritária na estruturação espacial da comunidade. Essa discrepância metodológica ocorre porque o acentuado gradiente ambiental cujos valores de IFH variaram de 39 a 170 promove uma perda progressiva de espécies sensíveis, tornando os trechos impactados subconjuntos empobrecidos dos riachos mais íntegros. A captura de indivíduos distribuídos em poucas espécies indica uma dominância numérica elevada de táxons tolerantes, típica de sistemas sob estresse antrópico. A amplitude do IFH é o provável driver do padrão Quasi-Clementsiano observado no EEM, onde trechos com baixa integridade física selecionam subconjuntos específicos da ictiofauna regional. O padrão Quasi-Clementsiano e a alta dissimilaridade sugerem que, embora a urbanização cause homogeneização regional, trechos individuais mantêm composições distintas por diferentes níveis de degradação física e química (Rahel, 2002). Esse padrão é comum em sistemas onde filtros ambientais seletivos ou barreiras de dispersão limitam a ocorrência de espécies especialistas, permitindo que apenas um núcleo de espécies generalistas persista em determinados trechos do gradiente sugerindo que grupos de espécies (compartimentos) tendem a substituir-se ao longo do gradiente urbano, possivelmente associados a limiares de IFH. Estudos como Roa-Fuentes e Casatti (2017) e Montag *et al.*, (2019) reforçam os filtros ambientais como principais estruturadores em riachos de Mata Atlântica. Em sistemas lóticos urbanos, o predomínio de RichDif indica um processo de filtro severo: espécies sensíveis são eliminadas sem substituição por especialistas de ambientes degradados, resultando em aninhamento (Ulrich *et al.*, 2009).

À medida que IFH diminui, as espécies menos tolerantes são eliminadas do sistema sem que haja necessariamente a colonização por novas espécies especialistas de

ambientes degradados. O resultado é um padrão de aninhamento onde os trechos mais impactados abrigam apenas subconjuntos das espécies presentes nos trechos preservados.

A razão de Podani ter apontado que a diferença de riqueza é maior que o turnover, enquanto Baselga deu ênfase à substituição, reside na rigidez do aninhamento. Nos riachos urbanos de Sorocaba a perda de espécies ocorre de forma um pouco "estocástica" (ou seja, os riachos pobres perdem espécies, mas as que sobram não são exatamente as mesmas em todos os riachos), embora Baselga tenda a interpretar variações sutis na composição taxonômica como substituição, a abordagem de partição da diversidade beta proposta por Podani revelou-se mais informativa para decodificar o cenário de urbanização na bacia de Sorocaba. Essa superioridade interpretativa reside no fato de que o algoritmo de Podani confere o peso matemático adequado à diferença de riqueza absoluta entre os ecossistemas, em vez de exigir o padrão estrito de subconjuntos biogeográficos demandado pelo componente de aninhamento de Baselga. No gradiente urbano analisado, a degradação ambiental caracterizada por valores baixos de IFH nos trechos antropizados não promove um rearranjo equilibrado de nichos, onde especialistas de corredeira seriam gradualmente substituídos por especialistas de lento. Em vez disso, o estresse antrópico opera como um filtro ambiental severo e excludente. Ao suprimir microhabitats fundamentais através da homogeneização do leito e da perda da mata ripária, a urbanização desencadeia um colapso drástico na riqueza biológica local. Portanto, ao capturar a assimetria numérica na perda de espécies em detrimento da mera troca de identidades, a métrica de Podani reflete com maior precisão o processo de empobrecimento e homogeneização biótica da ictiofauna regional.

Do ponto de vista da gestão e governança de ecossistemas urbanos, os resultados deste estudo demonstram que intervenções focadas exclusivamente na conectividade biótica como a criação de corredores ecológicos isolados ou escadas de peixes tendem a ser ineficazes se não forem acompanhadas pela restauração ativa da zona ripária e pela recuperação da complexidade estrutural do substrato. A conectividade espacial perde sua função ecológica se os nós da rede fluvial não oferecerem condições mínimas de habitabilidade. Portanto, a preservação do dossel florestal e a manutenção da morfologia natural do leito surgem como as medidas mitigadoras mais urgentes e de maior custo-benefício. Essas ações são vitais para deter o processo de retificação e assoreamento que ameaça transformar os riachos da bacia de Sorocaba em canais de drenagem, homogêneos e biologicamente estéreis. Adicionalmente, estratégias de manejo devem priorizar a

manutenção dessas variáveis físicas acima de limiares críticos de degradação, funcionando como zonas de amortecimento contra a expansão da malha urbana. Em conclusão, a conservação a longo prazo da integridade da ictiofauna neotropical em gradientes antropizados depende criticamente da interrupção desse processo de simplificação do habitat. Somente através da garantia da heterogeneidade física local será possível evitar o colapso do gradiente ecológico em direção à homogeneização biótica, impedindo que comunidades estruturadas e funcionalmente diversas sejam irremediavelmente substituídas pela dominância exclusiva de táxons oportunistas e tolerantes.

Referências

- Arantes, C. C., Fitzgerald, D. B., Hoeinghaus, D. J., & Winemiller, K. O. (2019). Impacts of hydroelectric dams on fishes and fisheries in tropical rivers through the lens of functional traits. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(10), 574-582.
- Araújo, F. G., Pinto, B. C. T., & Teixeira, T. P. (2009). Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil: evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. *Hydrobiologia*, 618(1), 89-107.
- Barbour, M. T., Gerritsen, J., Snyder, B. D., & Stribling, J. B. (1999). Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. (2nd ed.). U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water. Washington, D.C.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling*, 215(4), 325-336.
- Blanchet, F. G., Legendre, P., Maranger, R., Monti, D., & Pepin, P. (2011). Modelling the effect of directional spatial processes on continuous species data. *Ecological Complexity*, 8(4), 346-354.

- Borges, P. T., Dias, R. M., & Agostinho, A. A. (2020). Environmental filters as determinants of fish community structure in urbanized streams. *Aquatic Sciences*, 82(4), 1-12.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., & Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), 760-771.
- Casatti, L. (2005). Fish cassette: species composition and structure of the ichthyofauna in the São José dos Dourados River basin, Upper Paraná River system. *Biota Neotropica*, 5(1), 1-14.
- Casatti, L., Ferreira, C. P., & Carvalho, F. R. (2009). Grass-dominated stream sites as habitat for fish in Atlantic Forest remnants. *Neotropical Ichthyology*, 7(3), 471-480.
- Casatti, L., Teresa, F. B., Gonçalves-Souza, T., Ferreira, E. N., Rocha, E. A., & Benedito, E. (2012). From forests to agriculture: testing the hypotheses of taxonomic and functional homogenization of fish communities. *Applied Vegetation Science*, 15(2), 226-236.
- Crampton, W. G. (2011). Electric fish. In: van der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.), *Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. Princeton University Press. Princeton.
- Dallas, T. (2014). metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecosphere*, 5(4), 1-7.
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., ... & Wagner, H. H. (2023). adespacial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-23. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163-182.
- Eros, T., Saly, P., Takács, P., Specziar, A., & Bíró, P. (2017). Scaling in the beta diversity of temperate stream fish assemblages: the role of environmental and spatial factors. *Landscape Ecology*, 32(1), 163-177.

- Ferreira, C. P., Casatti, L., & Teresa, F. B. (2018). Assessing the ecological integrity of Neotropical streams: the role of fish-based multimetric indices. *Ecological Indicators*, 93, 1146-1155.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Helkowski, J. H. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574.
- Fournier, R. J., Bond, N. R., & Reich, P. (2020). Urbanization and stream fish communities: the role of catchment and local-scale factors. *Urban EcosystEEM*, 23(4), 857-869.
- Grant, E. H. C., Lowe, W. H., & Fagan, W. F. (2007). Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10(2), 165-175.
- Hastings, A. (1980). Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology*, 18(3), 363-373.
- Heino, J., Melo, A. S., Bini, L. M., Altermatt, F., Al-Shami, S. A., Angeler, D. G., ... & Townsend, C. R. (2015). A comparative analysis of metacommunity types across different geographical regions and microhabitat types. *Fisheries Management and Ecology*, 22(3), 191-201.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Kennard, M. J., Pusey, B. J., Arthington, A. H., Harch, B. D., & Mackay, S. J. (2006). Development and application of a predictive model of fish assemblage composition to monitor river health in subtropical Australia. *Hydrobiologia*, 572(1), 33-57.
- Köppen, W. (1936). Das geographische System der Klimate. In: Köppen, W., & Geiger, R. (Eds.), *Handbuch der Klimatologie*. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- Landeiro, V. L., Magnusson, W. E., Melo, A. S., Stevens, M. H. H., & Bini, L. M. (2011). Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do they capture basin-specific signals? *Hydrobiologia*, 667(1), 125-138.

Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324-1334.

Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (3rd ed.). Elsevier.

Leibold, M. A., & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species replacement, and boundary clumping as elements of metacommunity structure. *Oikos*, 97(2), 237-250.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., & Loreau, M. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601-613.

Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237-240.

Lowe-McConnell, R. H. (1999). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo.

MapBiomas. (2026). Projeto de mapeamento anual do uso e cobertura da terra no Brasil (Relatório Anual de Cobertura e Uso da Terra, Coleção 9.0). <https://mapbiomas.org/>. Acessado em 02 de abril de 2026.

Montag, L. F., Winemiller, K. O., Keppeler, F. W., Leão, H., Benone, N. L., Torres, N. R., & Juen, L. (2019). Land use, habitat heterogeneity and microhabitat influence fish metacommunity structure in Amazonian streams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(12), 2136-2147.

Nelder JA, Wedderburn RWM (1972) Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Series A: General* 135(3):370–384. <https://doi.org/10.23748/2344614>

Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113-120.

Paul, M. J., & Meyer, J. L. (2001). Streams in the urban landscape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 333-365.

PMMA. (2014). *Plano Municipal de Mata Atlântica de Sorocaba*. Secretaria do Meio Ambiente (SEMA), Prefeitura Municipal de Sorocaba. São Paulo, Brasil.

- Podani, J., & Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence–absence data. *Oikos*, 120(11), 1625-1638.
- Presley, S. J., Higgins, C. L., & Willig, M. R. (2010). A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119(6), 908-917.
- Pusey, B. J., & Arthington, A. H. (2003). Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54(1), 1-16.
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rahel, N. P. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 291-315.
- Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. (2016). Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 12-47.
- Roa-Fuentes, C. A., & Casatti, L. (2017). Influence of environmental and spatial factors on fish metacommunity structure in Neotropical streams. *Hydrobiologia*, 795(1), 107-119.
- Scott, M. C. (2006). Winners and losers among stream fishes in relation to multi-scale effects of urbanization. *Biological Conservation*, 127(3), 301-309.
- Shmida, A., & Wilson, M. V. (2014). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1), 1-20.
- Shukla, S., & Bhat, A. (2022). Environmental filtering and spatial processes shape the structure of tropical stream fish metacommunities. *Scientific Reports*, 12(1), 1-13.
- Smith, W. S., Biagioni, R. C., & Halsik, L. (2020). Peixes do Rio Sorocaba: a biodiversidade de um rio que renasce. EdUFSCar.
- Teresa, F. B., & Casatti, L. (2017). Trait-based metrics as indicators of anthropogenic changes in Neotropical fish communities. *Ecological Indicators*, 75, 243-252.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579(1), 1-13.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness metrics. *Oikos*, 118(1), 3-17.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1), 130-137.

Walsh, C. J., Roy, A. H., Feminella, J. W., Cottingham, P. D., Groffman, P. M., & Morgan, R. P. (2005). The urban stream syndrome: current knowledge and the search for a cure. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(3), 706-723.

Anexo 1

Variáveis de habitat, índice físico de habitat (IFH) (adaptado de Barbour et al., 1999)

Descritor	Bom	Regular	Pobre	Muito Pobre
1. Estabilidade do substrato	> 70% do substrato favorável à colonização; mistura de troncos e galhos submersos ou outros substratos estáveis como grandes rochas.	40 a 70% de substrato favorável à colonização. Presença de substratos adicionais recém caídos.	20 a 40% de substrato favorável à colonização devido a remoção de substratos favoráveis.	< 20% de substratos estáveis. Ausência óbvia de habitats.
2. Variabilidade na velocidade e na profundidade	Presença dos 4 tipos de combinações: Lento/Fundo; Lento/Raso; Rápido/Fundo e Rápido/Raso.	3 dos 4 padrões presentes.	2 dos 4 padrões presentes.	Dominado por apenas um tipo de configuração (em geral Lento/Fundo).
3. Estabilidade do fluxo	A água alcança a altura dos bancos laterais. Mínimo de substrato exposto no leito do canal.	A água alcança 75% do canal em potencial.	A água alcança de 25 a 75% do canal em potencial, deixando parte do leito exposto.	Pouca água no canal, a maioria composta por pequenas poças.
4. Deposição de sedimento	Pouca ou nenhuma ilha formada por sedimento e menos de 5% do substrato afetado por deposição de sedimentos finos.	5 a 30% do substrato afetado por deposição. Leve deposição nos poções.	30 a 50% do substrato afetado por deposição. Deposição acumulada em obstruções do canal e moderada deposição nos poções.	> 50% do substrato afetado por deposição. Poções quase ausentes devido a depósito de sedimentos finos.

5. Combinação de poções, rápidos e corredeiras	Presença de rápidos, corredeiras e pequenos poços marginais.	Rápidos mais predominantes que corredeiras e pequenos poços.	Rápidos e pequenos poços.	Apenas rápidos.
6. Alteração do canal	Canalização ou estabilização das margens ausentes.	Pequenas canalizações geralmente próximas à pontes.	Canalização evidente, e estabilização artificial das margens. 40 a 80% do trecho canalizado ou alterado.	Acima de 80% do trecho canalizado e/ou alterado.
I – Escala	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0
7. Cobertura vegetal	Vegetação ripária preservada, acima de 20 m de largura para ambas as margens. Nível de sombreamento acima de 76%.	Vegetação ripária preservada ou parcialmente preservada entre 16 e 20 m de extensão para ambas as margens. Nível de sombreamento entre 51 e 100%.	Vegetação ripária preservada ou parcialmente preservada com 6 a 14 m para ambas as margens. Nível de sombreamento entre 26 e 50%.	Vegetação ripária preservada ou parcialmente desmatada com até 5 m ou vegetação natural ausente, completamente substituída por pasto, agricultura e/ou ocupação urbana. Nível de sombreamento entre 0 e 25%.
8. Estabilidade da vegetação marginal	> 90% das margens protegidas por vegetação natural estáveis, incluindo árvores, arbustos, rochas ou troncos.	70 a 90% das margens protegida por vegetação estável nativa, mas sem predomínio de nenhuma classe.	50 a 70% das margens protegida por vegetação estável nativa. Alteração óbvia e manchas de solo exposto.	< 50% das margens coberta por vegetação ou estruturas estáveis.
9. Estabilidade das margens	Estável. 0 a 10% de evidência de erosão.	Moderadamente estável. 10 a 30% do trecho apresentando áreas de erosão.	Moderadamente instável. 30 a 50% das margens com áreas de erosão. Alto potencial erosivo em épocas de cheias.	Instável. Acima de 50% de áreas erodidas.
II – Escala	10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0

