



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**Análise taxonômica, funcional e filogenética de comunidades de peixes em
ambientes lóticos na bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná, MS**

WAGNER VICENTIN

Campo Grande, MS

2014

WAGNER VICENTIN

Análise taxonômica, funcional e filogenética de comunidades de peixes em ambientes lóticos na bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná, MS

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez

Campo Grande,MS

2014

Wagner Vicentin

Análise taxonômica, funcional e filogenética de comunidades de peixes em ambientes lóticos na bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná, MS

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Banca Examinadora

Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa
Universidade Estadual de Goiás - UFG

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

Prof^a. Dr^a. Lilian Casatti
Universidade Estadual Paulista – Campos de São José do Rio Preto – UNESP

Prof. Dr. Agostinho Carlos Catella
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa Pantanal.

Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul - UFMS

Campo Grande, MS

30/05/2014 - UFMS

“A realização de um sonho depende de dedicação, há muita gente que espera que o sonho se realize por magia, mas toda magia é ilusão, e a ilusão não tira ninguém de onde está, em verdade a ilusão é combustível dos perdedores pois... Quem quer fazer alguma coisa, encontra um MEIO. Quem não quer fazer nada, encontra uma DESCULPA.”

Roberto Shinyashiki

“Se soubesse que o mundo se desintegraria amanhã, ainda assim plantaria a minha macieira. O que me assusta não é a violência de poucos, mas a omissão de muitos. Temos aprendido a voar como os pássaros, a nadar como os peixes, mas não aprendemos a sensível arte de viver como irmãos.”

Martin Luther King

Dedico este trabalho à minha família

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus por tudo.

Tão difícil quanto escrever este trabalho foi resumir em palavras como agradecer àqueles que contribuíram para que o mesmo se concretizasse, afinal de contas foram 12 anos de coletas e muitas pessoas participaram auxiliando nas atividades de campo e de laboratório.

Começo agradecendo ao meu orientador Dr. Yzel Rondon Suárez por ter acreditado no meu potencial e por ter confiado esta atividade a mim. Além de todo o aprendizado que estes anos de convívio me proporcionaram, principalmente com a estatística, agradeço por ter compartilhado de vários momentos importantes em minha vida, pelo ombro amigo, pela compreensão e apoio. Você é um exemplo de como uma pessoa pode ser um excelente profissional sem perder a humildade. Espero seguir o seu caminho e retribuir toda sua confiança.

Agradeço ao apoio logístico nas atividades de campo e de laboratório de João P. da Silva, Karina K. Tondato, Alexandro C. Florentino, Luzia S. Lourenço, Patrícia L. Rondon, Aryadne S. Rocha, Fabiane S. Ferreira, Maiane J. Pereira, Viviane V. Azevedo, Gabriela S. V. Duarte, Marcelo M. de Souza, Mariane I. Santos, Lidiani Q. L. Ximenes, Paula S. Doreto. À Ana P. Lemke pelo auxílio com os mapas.

Sou muito grato também aos amigos “parceiros” que me ajudaram especificamente nas minhas coletas e em laboratório: Patrícia, Aryadne, Viviane, Lidiani, Gabriela, Fabiane e Gabriel. Foram momentos de trabalho árduo, porém de muita alegria, diversão e prazer.

Aos amigos Danilo M. Silva, Gabriel Nakamura e Sybelle Bellay, pelas ajudas com as análises e sugestões com os textos.

Aos amigos de Campo Grande/UFMS que me abrigaram quando precisei e que sempre me apoiaram em tudo, em especial, Berinaldo Bueno e Cláudia M. Ferreira.

Aos amigos de Dourados/UFGD que propiciaram momentos felizes e alegres em momentos de tensão na reta final da redação da tese: Lausemar F. Freire, José S. S. Júnior, Edileuza A. Martins, Alessandra Narciso, Jonas P. Oliveira e Giselle C. M. Real.

Aos amigos em geral, sem citar nomes, por que são muitos, que mesmo sem saber, contribuíram para aliviar o estresse e foram muito importantes ao longo desta jornada.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul e aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, pelo conhecimento e oportunidade fornecidos ao longo desta formação.

À Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, pelo apoio logístico, transporte e utilização do laboratório de Ecologia do Cinam.

À CAPES pela bolsa de doutorado concedida.

À FUNDECT e ao CNPq pelo apoio financeiro e logístico.

E por último, não menos importante, à minha mãe, Elizabete L. Vicentin, à minha irmã, Daiany Vicentin, e ao meu pai, Albari Vicentin, que sempre me apoiaram e estiveram presentes em todos os momentos. Agradeço pelos pensamentos positivos, pela motivação e pelo amor incondicional.

Obrigado a todos!!!

SUMÁRIO

RESUMO	09
ABSTRACT	10
INTRODUÇÃO GERAL	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15

CAPÍTULO 1: Estrutura e composição da ictiofauna em ambientes lóticos na bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná

Resumo	21
Abstract.....	22
Introdução	23
Material e Métodos	24
Área de estudo.....	24
Amostragem	25
Análise dos dados.....	26
Resultados.....	27
Discussão	43
Referências Bibliográficas.....	50

CAPÍTULO 2: Estrutura funcional e filogenética de comunidades de peixes de riachos ao longo da bacia do rio Ivinhema

Resumo	58
Abstract.....	59
Introdução	60
Material e Métodos	62
Área de estudo e amostragem	62
Dados filogenéticos.....	64

Dados funcionais.....	65
Estrutura funcional e filogenética das comunidades.....	69
Análises.....	70
Resultados.....	72
Discussão	77
Referências	84
 CAPÍTULO 3: Diversidade funcional e filogenética em comunidades de peixes de riachos ao longo dos gradientes ambientais da bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná	90
Resumo	92
Abstract.....	93
Introdução	94
Material e Métodos.....	96
Área de estudo e amostragem	96
Dados filogenéticos.....	99
Dados funcionais.....	100
Diversidade filogenética e funcional.....	104
Análises.....	104
Resultados.....	106
Discussão	111
Referências	118
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	126
APÊNDICE A1	128
APÊNDICE A2	129

RESUMO

O Brasil, um país de proporções continentais, possui uma enorme rede hidrológica distribuída em diferentes ecossistemas, o que contribui, entre outros fatores, para uma grande diversificação de espécies de peixes em ambientes de água doce. Compreender os processos que levam a esta diversificação é um dos grandes desafios da ecologia de comunidades. Neste sentido, o presente trabalho foi desenvolvido com o objetivo de compreender parte destes processos, bem como de avaliar as influências das características ambientais sobre a composição taxonômica, funcional e filogenética de comunidades de peixes em ambientes lóticos, considerando também as interações bióticas como parte destes mecanismos de estruturação das comunidades. Para tanto, três capítulos foram elaborados a partir de um banco de dados de 13 anos de amostragens ao longo da bacia do rio Ivinhema (2000 à 2012), inserido em um trecho livre de represamentos e afluente oeste da bacia do Alto Rio Paraná. Primeiramente (capítulo 1), com o intuito de gerar conhecimentos acerca das espécies ocorrentes na bacia, uma lista de espécies foi construída com base em dados de campo e em consultas a coleções científicas. A composição taxonômica de trechos de diferentes corpos hídricos foi descrita e avaliada ao longo do gradiente fluvial. Detectou-se que há um processo de adição e de substituição de espécies no sentido montante-jusante e que a ocorrência das espécies foi influenciada pelas diferentes combinações de características ambientais. Posteriormente (capítulo 2), ao testar as regras de montagem em comunidades de peixes de riachos, verificou-se que estas comunidades foram estruturadas principalmente pelos filtros ambientais, sendo que riachos com condições mais restritivas, com velocidades da água mais elevadas, mais rasos e localizados em maiores altitudes definiram comunidades com maiores valores de agregação filogenética e funcional. Por último (capítulo 3), ao avaliar como as características funcionais das espécies de peixes e as diversidades filogenética (PD) e funcional (FD) são influenciadas pelas variáveis ambientais, verificou-se que riachos de menores altitudes, mais volumosos e menos correntosos abrigaram comunidades de peixes funcionalmente mais dissimilares e filogeneticamente menos relacionadas entre si, ou seja, ambientes com menos restrições abrigam comunidades mais diversas, com maiores valores de PD e FD. A composição funcional das comunidades de peixes foi fortemente influenciada pelas características físicas do habitat e pela altitude; riachos hidrologicamente mais instáveis e de altitudes elevadas foram mais seletivos em relação às características das espécies.

Palavras-chave: regras de montagem, filtragem ambiental, inventário, ecomorfologia, gradiente fluvial

ABSTRACT

Brazil, a country with continental proportions, has a huge hidrographic network spread in different ecosystems, which contribute, among other factors, for a great fish species diversity in freshwater environments. Understanding the responsible processes for such diversification is one of the greatest challenges in community ecology. In this direction, this study was developed with the aim of understanding part of these processes, as well as evaluating the influences of environmental characteristics on taxonomic, functional and phylogenetic composition in fish communities in lotic environments, also considering biotic interactions as a part of these mechanisms of community structuring. Thus, three chapters were elaborated from a database constructed in 13 years of sampling along Ivinhema river basin (from 2000 to 2012), inserted in a stretch free of impoundment and west tributary from Upper Parana River basin. Initially (chapter 1), in order to generate knowledge about species occurrence in the basin, a list of species was constructed based on sampling data and in consults to scientific collections. Taxonomic composition in different water bodies was described and evaluated along riverine gradient. It was verified processes of addition and turnover of species in the upstream-downstream gradient and the occurrence of fish species was influenced by different environmental characteristic combinations. Afterwards (chapter 2), testing the assembly rules in fish stream communities, it was verified that these communities were mainly structured by environmental filtering forces, being that more restrictive streams, with fast waters, shallower and higher altitudes defined communities with greater values of phylogenetic and functional aggregation. Lastly (chapter 3), evaluating how the functional characteristics of fish species and how phylogenetic (PD) and functional diversities (FD) were influenced by environmental variables, it was verified that larger streams, with slower water and in lower altitudes harbor more fish species that are more functionally different and less phylogenetically related to each other, in other words, less restrictive environments harbor more diverse communities, with higher values of PD and FD. The functional composition of fish communities was strongly influenced by physical habitat characteristics and by the altitude; more hidrologically unstable streams and in higher altitudes were more selective in relation to species characteristics.

Key-words: assembly rules, environmental filtering, inventory, ecomorphology, riverine gradient

INTRODUÇÃO GERAL

Os peixes estão entre os grupos de vertebrados com maior diversificação e riqueza, de 28.000 a 32.700 espécies conhecidas (Nelson 2006, Froese & Pauly 2014). Estimativas acerca da riqueza de peixes de água doce versam em torno de 8.000 espécies (Schaefer 1998) e destas, 2.500 são referentes à ictiofauna dulcícola brasileira (Buckup et al. 2007). Esta grande diversificação é atribuída ao sucesso em ocuparem ambientes muito distintos, por possuírem uma elevada capacidade adaptativa e uma enorme combinação de estratégias reprodutivas e alimentares (Wootton 1984, Lowe-McConnell 1999, Vazzoler 1996). Aliado a isto, a enorme rede hidrográfica brasileira distribuída nas mais diferentes regiões com características ecossistêmicas muito diversificadas contribui para que esta diversificação de espécies aumente (Stevaux et al. 1997).

Compreender os processos ecológicos que levam a esta diversificação e organização das comunidades biológicas está entre os grandes desafios atuais de ecologia de comunidades (Cook et al. 2004, Pavoine & Bonsall 2011) e para peixes isso não tem sido diferente. Sabe-se que as variações hidrológicas, em escalas espacial e temporal, e as interações biológicas, por exemplo, competição e predação, são processos ecológicos estruturantes das comunidades de peixes que tem influência sobre a abundância e presença das espécies (Matthews 1998). Características ambientais tais como morfologia da bacia, tamanho do corpo hídrico, posição relativa no gradiente altitudinal junto às características locais como composição do substrato, vegetação ripária, profundidade, velocidade da água, características físico-químicas da água, criam diferentes combinações de habitat que influenciam na ocorrência das espécies (Poff & Allan 1995, Lamouroux et al. 1999, Allan 2004, Suárez & Petrere Junior 2006).

Ao longo de uma bacia hidrográfica, por exemplo, da cabeceira à foz há mudanças previsíveis em ambientes lóticos, que podem influenciar na ocorrência das espécies. O aumento no tamanho dos corpos hídricos causado pelo incremento no volume de água tende a proporcionar uma maior diversidade de habitats, logo alberga um maior número de espécies (Vannote et al. 1980). A variabilidade hidrológica, em termos de oscilações no fluxo de água, tende a diminuir e assim composição e distribuição das espécies de peixes tendem a se modificar (Townsend & Hildrews 1994, Grossman et al. 1998). A produtividade local, a diversidade e a dependência de fontes alimentares também são fatores que mudam ao longo da bacia, sendo que nas porções inferiores da bacia, o maior volume proporciona maior diversidade de recursos alimentares o que se reflete na composição de espécies (Vannote et al. 1980, Schlosser 1987).

Estas mudanças ambientais e suas diversas combinações, sejam por variações espaciais ou sazonais, influenciam nos eventos de migração e extinção local, determinando a composição de espécies nas diferentes comunidades de peixes de riachos (Taylor & Warren Jr. 2001). As mudanças na disponibilidade de recursos e na estabilidade ambiental influenciam muito nas taxas de substituição de espécies (*turnover*) que no geral estão associadas à migração e a ocupação do habitat e desta forma, a estrutura taxonômica muda e a riqueza de espécies aumenta ao longo do gradiente altitudinal em corpos hídricos mais volumosos, mais estáveis e de altitudes menores (Ibañez et al. 2007, Suárez & Lima-Junior 2009, Roberts & Hitt 2010, Pease et al. 2012).

Embora reconhecer e entender os processos que estruturam as comunidades e suas riquezas revelem padrões de diversidade e distribuição das espécies, há um crescente consenso que a riqueza de espécies não consegue por si só descrever muitos dos mecanismos envolvidos na coexistência das espécies, nos processos ecossistêmicos e na diferenciação estrutural das comunidades (Safi et al. 2011). As medidas de diversidade que consideram apenas a riqueza são pouco informativas para entender as mudanças estruturais e de funcionamento das comunidades (Cianciaruso et al. 2009), ineficientes em compreender a composição das comunidades em função de suas interações biológicas (Tilman 2001) e não ponderam sobre os papéis desempenhados pelas diferentes espécies no ambiente (Diaz & Cabido 2001, Cianciaruso et al. 2009).

Por isso, medidas de diversidade que consideram as características funcionais e as relações filogenéticas surgem como métricas alternativas por considerarem, além da riqueza de espécies, as relações de suas características com o meio ambiente (Enquist et al. 2007), os processos evolutivos que envolvem as espécies e seus atributos (Faith 1992) e as interações entre as espécies (Webb et al. 2002). A diversidade funcional, definida como o valor e a variação das espécies e de suas características que influenciam no funcionamento das comunidades (Tilman 2001), e a diversidade filogenética, definida como uma medida que leva em consideração as relações de parentesco e a distância evolutiva entre duas espécies através do ancestral comum (Faith 1992, Magurran 2004), são métricas que fornecem informações sobre o uso de recursos e requerimentos de habitat das espécies (Mason et al. 2007) e permitem uma compreensão adicional sobre o funcionamento do ecossistema e a evolução dos nichos (Faith 1992, Losos et al. 2003).

Além disso, a análise das relações filogenéticas e funcionais entre as espécies tem possibilitado uma melhor compreensão sobre os processos de composição e estrutura das comunidades. Neste quesito, as regras de montagem definidas como os processos ecológicos

impostos sobre o pool de espécies determinando a estrutura das comunidades e definindo seus padrões no espaço e no tempo (Keddy, 1992) têm sido frequentemente avaliadas sobre o quadro conceitual descrito por Webb et al. (2002) que, para avaliar a coocorrência das espécies, considera como fatores principais a ação dos filtros ambientais e a competição entre as espécies.

Se as características funcionais forem conservadas ao longo das linhagens evolutivas (espécies mais relacionadas são mais similares) e a filtragem ambiental for o processo dominante na estrutura da comunidade, espera-se que os níveis de coocorrência entre espécies relacionadas sejam altos, resultando em um agrupamento filogenético. Por outro lado, se as características funcionais forem conservadas e a competição for o processo dominante na estrutura da comunidade, espera-se que os níveis de coocorrência entre espécies relacionadas sejam baixos, resultando em dispersão filogenética (Webb et al. 2002), uma vez que a exclusão competitiva tende a eliminar as espécies mais similares funcionalmente (MacArthur & Levins 1967, Leibold 1998). Mas se as características funcionais forem convergentes (espécies menos relacionadas são mais similares) e a filtragem ambiental for o processo dominante na estrutura da comunidade, espera-se que os níveis de coocorrência entre espécies menos aparentadas sejam altos, resultando em dispersão filogenética. Por fim, quando as características funcionais forem convergentes, mas a competição seja imperante, espera-se que as coocorrências entre as espécies resultem em comunidades não diferentes do esperado ao acaso, logo um padrão aleatório (Webb et al. 2002) (Tabela 1).

Tabela 1. Distribuição filogenética esperada de táxons em um banco regional de espécies, dadas às várias combinações de padrões evolutivos de características e processos ecológicos (Adaptado de Webb et al. 2002).

	Características ecológicas filogeneticamente	
	Conservadas	Convergentes
Processo ecológico dominante:		
Filtragem ambiental (atração fenotípica)	Agrupada	Dispersa
Similaridade limitante (repulsão fenotípica)	Dispersa	Aleatória

Investigações sobre as características funcionais e as relações de parentesco entre as espécies na estruturação das comunidades são muito bem estudadas em plantas (Vamosi et al. 2009). Porém, acreditamos que comunidades de peixes de água doce também podem fornecer

informações valiosas nestes quesitos, visto que os ecossistemas aquáticos apresentam diversas características ambientais que podem operar na seleção das características das espécies.

A bacia do rio Ivinhema foi escolhida por apresentar condição ideal para testar a influência dos gradientes ambientais sobre a estrutura das comunidades de peixes, uma vez que apresenta ambientes lóticos preservados e livres de represamentos e uma grande amplitude de características físicas de habitat. Desta forma, baseados nos conceitos apresentados acima em relação à influência do gradiente fluvial sobre a variação na composição das espécies; pressupondo que os padrões de diversidade funcional e filogenética podem não apenas responder de forma similar, mas acrescentar informações adicionais sobre os processos que geram a diversidade das comunidades de peixes em grandes escalas fluviais e; ainda, baseados no quadro conceitual proposto por Webb et al. (2002) em que diferentes condições ambientais juntamente com características funcionais e filogenéticas das espécies podem influenciar na montagem das comunidades, hipotetizamos que as variações nas condições ambientais refletidas em diferentes graus de restrição dos corpos hídricos ao longo da bacia influenciariam nos padrões de coocorrência das espécies de peixes e em diferentes padrões de diversidade funcional e diversidade filogenética.

Desta forma, o presente trabalho foi desenvolvido com o objetivo geral de compreender os processos estruturadores das comunidades de peixes, principalmente sobre suas características funcionais e sobre as relações filogenéticas das espécies. Para isso, a maioria das características funcionais dos peixes foi mensurada em nível de espécie, visto que há uma grande dificuldade sobre o conhecimento das características funcionais neste nível taxonômico (Petchey & Gaston 2006) e uma árvore filogenética foi construída baseada em hipóteses filogenéticas publicadas recentemente e baseada na nova classificação de peixes ósseos apresentada por Betancur-R et al. (2013).

Primeiramente (**Capítulo 1**), buscou-se descrever a riqueza e a composição das comunidades de peixes ao longo da bacia do rio Ivinhema, fornecendo uma lista de espécies baseada em coletadas ao longo de 13 anos de amostragens e de uma compilação de espécies, com referência a esta bacia, depositadas em coleções registradas no site SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>). Posteriormente (**Capítulo 2**), as estruturas funcional e filogenética das comunidades de peixes de riachos, bem como as regras de montagem, foram avaliadas em diferentes condições ambientais. Por último (**Capítulo 3**), foi avaliada a influência das variáveis ambientais sobre as diversidades funcional e filogenética e sobre as características funcionais das espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLAN, J.D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 35:257-284. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- BETANCUR-R, R., BROUGHTON, R.E., WILEY, E.O., CARPENTER, K., LÓPEZ, A.J., LI, C., HOLCROFT, N.I., ARCILA, D., SANCIANGCO, M., CURETON II, J.C., ZHANG, F., BUSER, T., CAMPBELL, M.A., BALLESTEROS, J.A., ROA-VARON, A., WILLIS, S., BORDEN, W.C., ROWLEY, T., RENEAU, P.C., HOUGH, D.J., LU, G., GRANDE, T., ARRATIA, G. & ORTÍ, G. 2013 The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLOS Currents Tree of Life* 1-45. <http://dx.doi.org/10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288>
- BUCKUP, P.A., MENEZES, N.A. & GHAZZI, M.S. 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- CIANCIARUSO, M.V., SILVA, I.A. & BATALHA, M.A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. *Biota Neotrop.* 9(3):93-103.
- COOK, R.R., ANGERMEIER, P., FINN, D., POFF, N. & KRUEGER, K. 2004. Geographic variation in patterns of nestedness among local stream fish assemblages in Virginia. *Oecologia*, 140(4):639-649. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1618-z>
- DIAZ, S. & CABIDO, M. 2001 Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16(11):646-655. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- ENQUIST, B.J., KERKHOFF, A.J., STARK, S.C., SWENSON, N.G., MCCARTHY, M.C. & PRICE, C.A. 2007. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature* 449:218-222. <http://dx.doi.org/10.1038/nature06061>
- FAITH, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Cons* 61(1):1-10. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- FROESE, R. & PAULY, D. 2014. Editors, FishBase: World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org/home.htm>). (último acesso em 20/02/2014).
- GROSSMAN, G.D., RATAJCZAK, R.E., CRAWFORD, M. & FREEMAN, F.C. 1998. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecol. Monogr.* 68(3):395-420. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0395:AOISFE\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0395:AOISFE]2.0.CO;2)

- IBAÑEZ, C., BELLARD, J., HUGHES, R.M., IRZ, P., KAMDEM-TOHAM, A., LAMOUREUX, N., TEDESCO, P.A. & OBERDORFF, P. 2009. Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*, 32(4):658-670. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05591.x>
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci*, 3(2):157-164. <http://dx.doi.org/10.2307/3235676>
- LAMOUREUX, N., CAPRA, H., POUILLY, M. & SOUCHON, I. 1999. Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biol.* 42(4):673-687. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00521.x>
- LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPE, 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. *Ecol. Lett.* 7(7):601-613. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- LOSOS, J.B. & GLOR, R.E. 2003. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends Ecol. Evol.* 18(5):220-227. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00037-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00037-5)
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. EDUSP, São Paulo.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101(921):377-385. <http://dx.doi.org/10.1086/282505>
- MAGURRAN, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- MASON, N.W.H., LANOISELÉE, C., MOUILLOT, D., IRZ, P. & ARGILLIER, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153(2):441-452. <http://dx.doi.org/10.1007%2Fs00442-007-0727-x>
- MATTHEWS, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York.
- NELSON, J. S. 2006. Fishes of the world. 4. ed. John Wiley & Sons, New York.
- PAVOINE, S. & BONSALL, M., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biol. Rev.* 86(4):792-812. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>
- PEASE, A.A., GONZÁLEZ-DÍAZ, A.A., RODILES-HERNANDEZ, R. & WINEMILLER, K.O. 2012. Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish

- assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biol.* 57(5):1060-1075. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02768.x>
- PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9(6):741-758. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- POFF, N.L. & ALLAN, J.D. 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology* 76(2):606-627. <http://dx.doi.org/10.2307/1941217>
- ROBERTS, J. H. & N. P. HITT. 2010. Longitudinal structure in temperate stream fish communities: evaluating conceptual models with temporal data. In *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches and techniques*. (K.B. Gido & D.A. Jackson, eds.). American Fisheries Society, Bethesda, p.281–299.
- SAFI, K., CIANCIARUSO, M.V., LOYOLA, R.D., BRITO, D., ARMOUR-MARSHALL, K. & DINIZ-FILHO, J.A.F. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philos. T. Roy. Soc. B.*, 366(1577):2536-2544. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2011.0024>
- SCHAEFER, S.A. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). In *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. (L.R. Malabarba & R.P. Reis, eds.). EDPUCRS, Porto Alegre, p.375-400.
- SCHLOSSER, I.J. 1987. A conceptual framework for fish communities in small warmwater streams. In *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes* (M.J. Matthews & D.C. Heins, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, p.17-24.
- SPECIESLINK. <http://www.splink.org.br/> (último acesso em 10/06/2013).
- STEVAUX, J.C., SOUZA-FILHO, E.E. & JABUR, I.C. 1997. A história quaternária do rio Paraná em seu alto curso. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos* (A.E.A.M VAZZOLER, A. A. AGOSTINHO & N.S. HAHN, eds.). EDUEM, Maringá, p.47-72.
- SÚAREZ, Y.R. & LIMA-JÚNIOR, S.E. 2009. Variação espacial e temporal nas assembleias de peixes de riachos na bacia do rio Guirái, Alto Rio Paraná. *Biota Neotrop.* 9(1):101-111.
- SÚAREZ, Y.R. & PETRERE JÚNIOR, M. 2006. Gradientes de diversidade nas comunidades de peixes da bacia do rio Iguatemi, Estado do Mato Grosso do Sul. *Iheringia Ser. Zool.* 96(2):197-204. <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212006000200009>

- TAYLOR, C.M. & WARREN JR., M.L. 2001. Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology* 82(8):2320-2330. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2320:DISCOS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2320:DISCOS]2.0.CO;2)
- TOWNSEND, C.R. & HILDREW, A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biol.* 31(3):265-275. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>
- TILMAN, D. 2001. An evolutionary approach to ecosystem functioning. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 98(20):10979-10980. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.211430798>
- VAMOSI, S.M., HEARD, S.B., VAMOSI, J.C. & WEBB, C.O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.* 18(4):572-592. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>
- VANNOTE, R.L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & CUSHING, C.E. 1980. The river continuum concept. *J. Fish. Res. Board. Can.* 37(1):130-137. <http://dx.doi.org/10.1139/f80-017>
- VAZZOLER, A.E.A.M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática.* Eduem, Maringá.
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:475-505. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- WOOTTON, R.J. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. In *Fish Reproduction: strategies and tactics* (G.W. Potts & R.J. Wootton, eds.). Academic Press, London, p.1-12.

- CAPÍTULO 1 -

Estrutura e composição da ictiofauna em ambientes lóticos na bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná

Apresentado na forma de artigo segundo as normas da revista Biota Neotropica, exceto pelas figuras e tabelas inseridas no corpo do trabalho para facilitar a leitura.

Estrutura e composição da ictiofauna em ambientes lóticos na bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná

Wagner Vicentin¹ & Yzel Rondon Suárez²

¹Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Av. Costa e Silva, s/n, Campo Grande, MS, CEP: 79070-900 Brasil.

²Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Centro Integrado de Análise e Montiramento Ambiental, Laboratório de Ecologia. Rod. Dourados-Itahum, Km 12, Dourados, MS, CEP: 79804-970, Brasil.

Resumo

Com o objetivo de conhecer a ictiofauna e os padrões de sua estruturação e riqueza ao longo da Bacia do Rio Ivinhema, 215 trechos de rios e riachos desta bacia foram amostrados entre os anos de 2000 a 2012, utilizando diferentes métodos de amostragens no intuito de se obter a maior representatividade íctica de cada ambiente e também foram consultadas coleções com registros de espécies para esta bacia. Ao todo foram registradas 137 espécies, sendo 14 oriundas de registros de depósitos em coleções zoológicas e 123 oriundas das nossas amostragens. A ictiofauna da Bacia do Rio Ivinhema, composta principalmente por espécies de pequeno porte, teve sua frequência em tamanho influenciada significativamente pela altitude, com espécies de pequeno porte mais frequentes nas cabeceiras e as de grande porte na planície. Através da análise de regressão stepwise, verificou-se que as variáveis que melhor descreveram a riqueza das espécies foram altitude, profundidade e largura do corpo hídrico amostrado. Regionalmente, a altitude influenciou negativamente a riqueza ($b = -0,028$; $p < 0,001$), enquanto localmente, largura ($b = 0,093$; $p < 0,001$) e profundidade ($b = 3,9$; $p < 0,001$) influenciaram positivamente. A maior riqueza em ambientes mais volumosos (largura e profundidade maior) provavelmente é devido ao fato destes se apresentarem estruturalmente mais complexos e com uma gama maior de recursos. Por outro lado, habitats em cabeceiras, além de serem menos volumosos em geral, são ambientes com grande variabilidade de fluxo, o que pode limitar o número de espécies nestes ambientes. A frequência de ocorrência e a substituição das espécies ao longo do gradiente longitudinal sugere que a altitude esteja atuando como um fator limitante a distribuição da ictiofauna nesta bacia, uma vez que algumas espécies tiveram uma ocorrência limitada ao longo deste gradiente, contudo, pesquisas mais direcionadas devem ser realizadas para que sejam melhor compreendidas as relações entre as características das espécies e os fatores ambientais que influenciam sua ocorrência.

Palavras-chave: comunidades de peixes, água doce, inventário, gradiente altitudinal

Abstract

With the aim of knowing the ichthyofauna and its patterns of structure and richness along Ivinhema River Basin, 215 stretches in rivers and streams had their fishes sampled between the years from 2000 to 2012, using different sampling methods in order to capture the highest ichthyic representativeness in each environment, furthermore, fish collections with registration of species in this basin were also consulted. In total, 137 species were registered, 14 from registers of zoological collections and 123 from our samples. The ichthyofauna of Ivinhema River Basin, composed mainly by small-sized fishes, had its frequency in size significantly influenced by altitude; small-sized species were more frequent in the headwaters and the big-sized species in the floodplain. Through regression stepwise analysis, it was verified that altitude, depth and width of the sample water bodies were the best variables that described species richness. Regionally, altitude influenced negatively richness ($b = -0.028$; $p < 0.001$), while locally, width ($b = 0.093$; $p < 0.001$) and depth ($b = 3.9$; $p < 0.001$) influenced positively. The highest richness registered in bulkier water bodies (greater width and depth) is probably due to the features of these more complex environments with a greater range of resources. On the other hand, headwater environments, in addition to being less bulky in general, are water bodies with a great variability in flux, and this may limit the number of species in these environments. The frequency of species occurrence and species turnover along the longitudinal gradient suggest that the altitude is acting as limiting factor to ichthyofauna distribution in this basin, since that some species had limited occurrence in the gradient, nevertheless, researches more directed on this subject must be performed in order to better understand the relations between species traits and environmental features that influence in their occurrence.

Key-words: fish assemblages, freshwater, survey, altitudinal gradient

Introdução

Estimativas sobre a riqueza de espécies de peixes versam entre 28.000 a 32.700 espécies conhecidas (Nelson 2006, Froese & Pauly, 2014). Entre os peixes de água doce, este valor varia entre 6.500 (Reis et al. 2003) a 8.000 espécies (Schaefer 1998). Para a ictiofauna dulcícola brasileira, com crescente número de novas descrições, o número de espécies descritas até 2007 era de 2.500 (Buckup et al. 2007).

A bacia do Alto Rio Paraná, inserida totalmente em terras brasileiras, à montante das cidades de Guaíra (PR) e Mundo Novo (MS), antiga Sete Quedas, hoje submersa pelo reservatório de Itaipu, corresponde ao primeiro terço da bacia do Rio Paraná, com área de 891.000 km², ocupando 10,5% do território brasileiro (Agostinho et al. 2003). É a porção da bacia mais investigada, em se tratando de peixes de água doce brasileiros (Agostinho et al. 2007) e são conhecidas 310 espécies somadas a 50 outras em fase de descrição (Langeani et al. 2007).

Trabalhos recentes em rios da bacia do Alto Rio Paraná demonstram uma alta diversidade para esta bacia e têm contribuído muito para o conhecimento de novas espécies (Castro et al. 2003, 2004, Gomiero & Braga 2006a,b, Langeani et al. 2007, Maier et al. 2008, Viana et al. 2013). A maioria destes trabalhos têm sido conduzidos em sub-bacias localizadas nos estados do Paraná e São Paulo e, de acordo com Aquino et al. (2009), são poucos os trabalhos conduzidos na região Centro-Oeste, citando alguns como os de Suárez & Petrere Júnior (2003), Suárez & Petrere Júnior (2006), Araujo & Tejerina-Garro (2007), Fialho et al (2007), Couto & Aquino (2011), Suárez et al. (2011).

Conhecimentos a respeito da composição e padrões de estruturação das comunidades de peixes são muito importantes para a proposição de políticas de conservação (Schlosser 1990) e úteis na avaliação da integridade dos ecossistemas aquáticos (Karr 1981). Fatores bióticos e abióticos, juntamente com fatores como disponibilidade de alimentação, refúgio e reprodução são fundamentais para o estabelecimento das espécies e a estruturação da ictiofauna ao longo de um rio (Bennemann et al. 2000). De acordo com Taylor & Warren Jr. (2001), fatores regionais como variação longitudinal e fatores locais, como velocidade da água e volume do corpo hídrico, podem estruturar as comunidades de peixes e influenciar na riqueza de espécies ao longo do gradiente nascente-foz.

Sabendo que a bacia do Alto Rio Paraná está inserida em uma área altamente populosa e a mais industrializada do Brasil (Thomaz et al. 2004) e que em virtude disso, vem sofrendo um contínuo processo de alteração nas características ambientais que podem influenciar

significativamente as espécies de peixes e seus habitats (Bryce et al. 1999, Holt et al. 2006), emerge a necessidade de trabalhos que visem descrever a composição e a estrutura das comunidades de peixes, principalmente na parte oeste da bacia do Alto Rio Paraná onde temos áreas que ainda se encontram com seus ambientes lóticos preservados. No estado do Mato Grosso do Sul tem ocorrido um grande crescimento de usinas de álcool e açúcar na última década (Domingues & Thomaz Junior 2012), assim, estudos que visem contribuir com informações que possam subsidiar o manejo e políticas para conservação, em específico da comunidade íctica, são importantes.

Deste modo, através de dados de coletas em campo e de compilações de outros trabalhos com depósitos em coleções zoológicas, este trabalho objetivou primeiramente apresentar a riqueza e composição de espécies ocorrentes na Bacia do Rio Ivinhema, um rio livre de grandes represamentos e localizado na porção oeste do Alto Rio Paraná, bem como encontrar padrões de organização e estruturação das espécies de peixes, além de fatores locais e regionais que possam influenciar na riqueza e composição de espécies.

Material e Métodos

Área de estudo

As coletas foram realizadas em 215 pontos distribuídos em rios e riachos da Bacia do Rio Ivinhema entre os anos de 2000 a 2012 (Figura 1). A Bacia do Rio Ivinhema é o principal tributário do rio Paraná na parte oeste de sua bacia no estado de Mato Grosso do Sul. A foz do rio Ivinhema está inclusa no trecho entre a hidrelétrica de Porto Primavera e Itaipu, único trecho do rio Paraná livre de grandes represamentos (Agostinho et al. 2000). A nascente do rio está a 700 m de altitude em suas cabeceiras da sub-bacia do Rio Dourados (área = 9.900 km²), que junto com as sub-bacias dos Rios Santa Maria (área = 2.700 km²), Brilhante (área = 8.878 km²), Vacaria (área = 6.500 km²) e Ivinhema (área = 18.045 km²) formam a Bacia do Rio Ivinhema, com aproximadamente 46.000 km² de área (Figura 1).

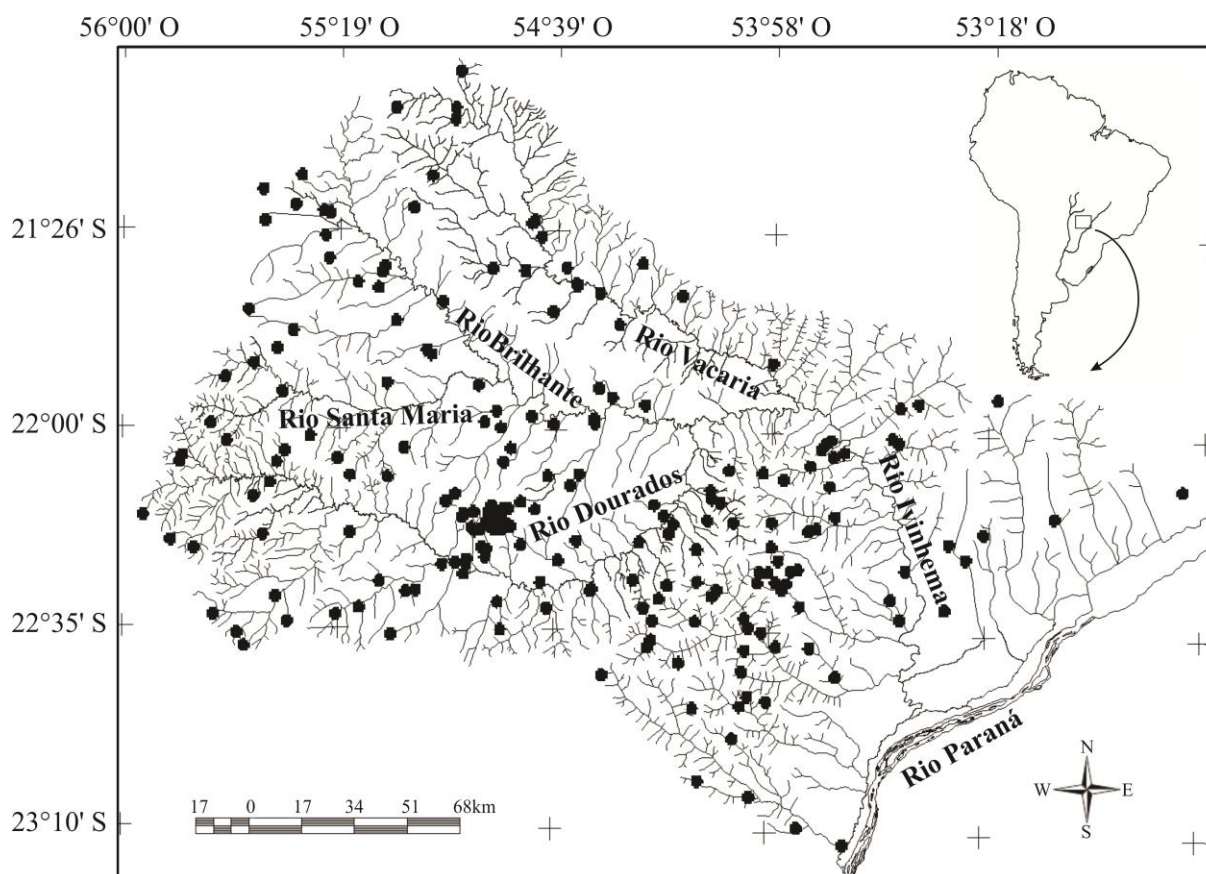


Figura 1. Localização dos pontos amostrados nos rios e riachos que compõem a bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná, entre 2000 e 2012.

Amostragem

As amostragens dos peixes foram realizadas com diversas metodologias adaptadas às características físicas dos corpos hídricos a fim de capturar o maior número de espécies que ocorrem em cada rio e/ou riacho. Nos riachos, os peixes foram amostrados em pontos com extensão de aproximadamente 100 m, predominantemente com o uso de uma armação metálica (tela de isca) medindo 80x120 cm coberta com tela mosquiteiro, com abertura de aproximadamente 2 mm. Também foram utilizadas redes de arrasto (1,5 x 5 m), confeccionadas com a mesma tela usada na armação metálica, redes de espera (malhas entre 1,5 e 10,0 cm nós adjacentes) e tarrafas (malhas entre 1,5 e 6 cm nós adjacentes). Nos rios, os peixes foram capturados com o uso de uma bateria de 14 redes de espera (malhas entre 1,5 a 10,0 cm nós adjacentes) e tarrafas em cada ponto amostral. Nas bordas dos rios foram empregadas as metodologias de arrasto e peneira para amostrar as espécies de pequeno porte que porventura não foram amostradas com tarrafas e redes de espera.

Em campo, os peixes foram fixados em formol a 10%, acondicionados em sacos plásticos devidamente etiquetados e em laboratório, após um período de dois a três dias, foram transferidos para etanol 70% e posteriormente seguiu-se a identificação de cada espécie. Exemplares testemunhos de algumas espécies, após confirmação das identificações, foram depositados nos Museus de Ictiologia da Universidade Estadual de Maringá (NUP/UEM), de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Em cada ponto amostrado, além das coordenadas geográficas, foram obtidas as variáveis ambientais tais como altitude, largura, profundidade, velocidade e condutividade elétrica da água, usando para estas duas últimas, respectivamente, um fluxômetro digital e um condutivímetro digital. Devido ao longo período amostral, outras variáveis limnológicas não foram obtidas para todos os pontos e, portanto, não foram inseridas nas análises. Largura, profundidade e velocidade foram medidas ao menos cinco vezes em diferentes porções da mesma região amostrada e então uma média foi estimada para cada ponto.

A fim de complementar o inventário, foram consultadas as coleções de peixes com depósitos de espécies com registros nesta bacia. Foram consultadas as coleções: Universidade Estadual de Maringá (NUP), Universidade Estadual Paulista (DZSRJP), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Os registros destas coleções estão disponíveis em <http://splink.cria.org.br/>. A listagem final, com dados de presença-ausência das espécies ao longo da bacia, foi confrontada com informações contidas no Fishbase a fim de confirmar o nome das espécies, eventuais sinonímias e a suas distribuições. Também foram feitas consultas a especialistas em taxonomia e a trabalhos publicados recentemente.

Análise dos dados

Através das coordenadas geográficas disponibilizadas pelas coleções no site do SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>), as espécies registradas com ocorrência na bacia do Rio Ivinhema foram incorporadas aos pontos amostrados mais próximos da referida coordenada, a fim de gerar análises mais robustas em relação à composição das espécies ao longo do gradiente longitudinal.

A composição da ictiofauna com base no tamanho máximo da espécie foi analisada através do comprimento padrão ou total para Gymnotiformes e Synbranchiformes. Estas informações foram compiladas do Fishbase ou no caso de espécies que não constam na base

de dados ou ainda não descritas, foi utilizado o maior exemplar capturado. Quando os dados de comprimento obtidos das espécies aqui registradas foram maiores que os registrados no Fishbase, os nossos dados foram utilizados.

Quanto à origem, as espécies foram classificadas de acordo com Langeani et al. (2007) em: autóctones (nativas) aquelas que ocorrem naturalmente no Alto Paraná; alóctones aquelas descritas de outras bacias da Região Neotropical e introduzidas no Alto Paraná, sem evidências que possam indicar sua ocorrência natural no Alto Paraná; e, exóticas aquelas que são provenientes de outros continentes.

Para avaliar a eficiência das amostragens, a riqueza total na bacia foi estimada aplicando-se a opção de 50 aleatorizações através da curva de acumulação de espécies usando o método bootstrap (Smith & Van Belle 1984), bem como seu erro padrão, utilizando a função 'specaccum' no pacote 'vegan' (Oksanen et al. 2010) do programa estatístico R (R Development Core Team 2013).

Os pontos amostrados nos rios e riachos foram divididos em classes de 50 m de altitude para avaliar a riqueza, o tamanho e a composição de espécies ao longo do gradiente altitudinal na bacia. A riqueza média de espécies estimada por classes de altitude e por sub-bacia foram avaliadas através do método bootstrap (Smith & Van Belle 1984), usando dados de presença/ausência para todos os pontos amostrados; o intervalo de confiança utilizado foi $\alpha=0,05$, sendo este procedimento mais robusto para grandes amostras (Hellmann & Fowler 1999).

O efeito das características dos corpos hídricos (profundidade, largura, altitude, velocidade e condutividade da água) sobre a riqueza de espécies nas comunidades de peixes foi avaliado através de uma análise de regressão linear múltipla stepwise.

A fim de verificar a distribuição das espécies ao longo do gradiente, as espécies foram ordenadas através de suas frequências de ocorrências por classes de altitude. Para que o padrão de ordenação direta fosse evidenciado, foram utilizadas apenas as espécies com frequência de ocorrência total a partir de 5%.

Resultados

As consultas no site SpeciesLink retornaram o registro de 106 espécies nesta bacia, destas 66 espécies são referentes aos nossos levantamentos, 26 em comum com outros depósitos e 14 inventariadas por outros pesquisadores. Somados os dados das coletas realizadas no presente trabalho, 123 espécies, com os dados de museus inventariados a partir

do SpeciesLink, 14 espécies, a Bacia do Rio Ivinhema apresenta, até então, o registro de 137 espécies (Tabela 1), distribuídas em 35 famílias e 8 ordens. Em riachos foram amostradas 112 espécies, riqueza média de 11 (01 a 55) espécies, e em rios 88, riqueza média de 24.3 (10 a 55) espécies. Characiformes e Siluriformes foram as ordens com maiores riquezas, 47% e 34%, respectivamente (Figura 2a). As duas famílias mais diversificadas foram Characidae e Loricariidae (Figura 2b).

Quanto à origem, 89 espécies são autóctones do Alto Rio Paraná, 31 são alóctones e 2 exóticas (Tabela 1). Não foi possível definir a origem de 16 espécies, pois para algumas há falta de conhecimento em relação à origem e para outras espécies não há ainda a descrição.

Tabela 1. Lista de espécies de peixes registradas na Bacia do Rio Ivinhema em suas sub-bacias (Rio Santa Maria - S; Rio Dourados - D; Rio Vacaria - V; Rio Brilhante - B; Rio Ivinhema - I), voucher (número do registro do espécime testemunho), Tamanho (comprimento padrão e comprimento total* em centímetros) e origem da espécie.

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
MYLIOBATIFORMES				
Potamotrygonidae				
<i>Potamotrygon falkneri</i> Castex & Maciel, 1963	#	78*	B,I	alóctone
CHARACIFORMES				
Acestrorhynchidae				
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	#	27	S,D,V,B,I	autóctone*
Anostomidae				
<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes, 1850)	#	30	S,V	autóctone
<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	#	39.8	I	autóctone*
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	NUP9375	40	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Leporinus lacustris</i> Campos, 1945	NUP9387	20.3	D,B,I	autóctone
<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988	NUP11202 ⁺	60	S,V,B,I	alóctone
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1836)	NUP9371	76	D,I	autóctone*
<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915	#	23.5	S,I	autóctone*
<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1859	#	25	S,D,V,B	autóctone
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	MZUSP43857 ⁺	30	S,D,V,I	autóctone*
Characidae				
Aphyocharacinae				
<i>Aphyocharax</i> sp.	NUP9361	5.3	S,D,V,B,I	indefinida
<i>Aphyocharax anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	DZSJRP007573 ⁺	5.5	I	alóctone

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
<i>Aphyocharax dentatus</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	NUP9944	7.2	S,V,I	autóctone*
Bryconinae				
<i>Brycon hilarii</i> (Valenciennes, 1903)	#	41.5	D	alóctone
Characinae				
<i>Galeocharax knerii</i> (Steindachner, 1879)	#	22	D,V,B,I	autóctone
<i>Roeboides descavadensis</i> Fowler, 1932	NUP9363	8.9	S,D,V,B,I	alóctone
Cheirodontinae				
<i>Odontostilbe microcephala</i> Eigenmann, 1907	DZSJRP007574*	4.6	---	autóctone*
<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann, 1915)	NUP8814 ⁺	4.1	V,B	autóctone
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	NUP9937	3.6	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Serrapinnus</i> sp.	#	17.2	D,V,B,I	autóctone
Serrasalminae				
<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	NUP9364	15.2	I	autóctone
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	NUP9380	14.9	I	indefinida
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	MZUSP43883*	40.5	---	autóctone*
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	DZSJRP007567 ⁺	20.2	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	MZUSP43884.0 ⁺	27	S,D,B,I	autóctone
Characidae Incertae Sedis				
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	NUP9378	10.6	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Astyanax biotae</i> Castro & Vari, 2004	DZSJRP007510*	5.2	---	autóctone
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	NUP9409 ⁺	8	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Astyanax paranae</i> Eigenmann, 1914	MCP45935 ⁺	11.3	D,V,B,I	autóctone
<i>Astyanax bockmanni</i> Vari & Castro, 2007	#	6.7	S,D,I	autóctone*

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
<i>Astyanax erythropterus</i> (Holmberg, 1891)	MCP45928*	9.6	---	indefinida
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	UFRGS11161	5.6	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911	NUP9941	4.5	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Hyphessobrycon anisitsi</i> (Eigenmann, 1907)	#	3	D,B,I	autóctone*
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)	NUP9314	4	S,D,I	autóctone*
<i>Knodus moenkhausii</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	MCP45915*	4.8	---	alóctone
<i>Moenkhausia bonita</i> Benine, Castro & Sabino, 2004	NUP9317	4.4	D,I	indefinida
<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela & Oliveira, 2009	NUP9318	3.8	S,D,V,B,I	indefinida
<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann, 1908	#	8	S,D,B,I	autóctone*
<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther, 1864) Glass tetra	MCP45923*	10	---	indefinida
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	NUP9936	7	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Oligosarcus pintoii</i> Campos, 1945	NUP9315	8.4	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Piabina argentea</i> Reinhardt, 1867	NUP9323	6.8	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)	NUP9321	5.9	S,D,V,B,I	indefinida
Salmininae				
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	NUP12175 ⁺	100	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes, 1850	NUP9374	50	S,D,V,B,I	autóctone*
Crenuchidae				
<i>Characidium gomesi</i> Travassos, 1956	#	6.5	D,V,B,I	autóctone
<i>Characidium zebra</i> Eigenmann, 1909	NUP9353	6.4	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Characidium lagosantense</i> Travassos, 1947	DZSJRP007515 ⁺	4.1	I	indefinida
Curimatidae				
<i>Cyphocharax gillii</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	#	10	S,V,B,I	alóctone

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	NUP9327	16.2	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	NUP9365	10.9	S,D,V,B,I	alóctone
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	NUP9358	10.6	D,V,B,I	autóctone
Cynodontidae				
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix & Agassiz, 1829	MZUSP43886.0 ⁺	80	B,I	autóctone*
Erythrinidae				
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	#	20	I	alóctone
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	NUP9376	25	D,V,B,I	alóctone
<i>Hoplías malabaricus</i> (Bloch, 1794)	DZSJRP007460 ⁺	49	S,D,V,B,I	autóctone*
Hemiodontidae				
<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	NUP6298 ⁺	25	S,I	alóctone
Lebiasinidae				
<i>Pyrrhulina australis</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	NUP9356	5	S,D,V,B,I	autóctone*
Parodontidae				
<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner, 1879)	#	14.3	D	autóctone*
<i>Apareiodon ibitiensis</i> Campos, 1944	MZUSP85418	11.3	S,D,B,I	autóctone
<i>Apareiodon piracicabae</i> (Eigenmann, 1907)	NUP9934	12	S,D	autóctone
<i>Parodon nasus</i> Kner, 1859	#	12.7	S,D,V,B,I	autóctone*
Prochilodontidae				
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	MZUSP43996.0 ⁺	59.2	S,D,V,B,I	autóctone*
GYMNOTIFORMES				
Apteronotidae				
<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)	NUP9386	50*	D,I	alóctone

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
<i>Apteronotus ellisi</i> (Arámburu, 1957)	NUP12714*	32.8*	---	alóctone
Gymnotidae				
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes, 1839)	NU9168 ⁺	60*	D,V,I	alóctone
<i>Gymnotus paraguensis</i> Albert & Crampton, 2003	#	24*	D,I	alóctone
<i>Gymnotus sylvius</i> Albert & Fernandes-Matioli, 1999	NUP9389	36	S,D,V,B,I	autóctone*
Hypopomidae				
<i>Brachyhypopomus gauderio</i> Giora & Malabarba, 2009	MCP45918*	14.9*	---	indefinida
<i>Brachyhypopomus pinnicaudatus</i> (Hopkins, 1991)	NUP9390	18.6*	B,I	alóctone
Rhamphichthyidae				
<i>Gymnorhamphichthys</i> sp.	NUP9384	11.5	I	indefinida
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	NUP11155*	26.7*	---	alóctone
Sternopygidae				
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello, 1966	NUP9381	25*	S,D,B,I	autóctone*
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1847)	#	35.8*	S,B,I	autóctone*
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	NUP9388	141*	S,D,B,I	autóctone*
SILURIFORMES				
Aspredinidae				
<i>Bunocephalus larai</i> Ihering, 1930	NUP9352	5	S,B,I	autóctone
Auchenipteridae				
<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda Ribeiro, 1918)	NUP9176 ⁺	27	B,I	autóctone*
<i>Tatia neivai</i> (Ihering, 1930)	NUP9313	8.2	D,B,I	autóctone
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	NUP9377	22	D,V,B,I	autóctone*
Callichthyidae				

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
Callichthyinae				
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	NUP9359	17	V,B,I	autóctone*
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	NUP9368	15.8	B,I	autóctone*
Corydoradinae				
<i>Corydoras aeneus</i> (Gill, 1858)	NUP9362	7.5	S,D,V,B,I	autóctone*
Cetopsidae				
<i>Cetopsis gobioides</i> Kner, 1858	NUP9367	10.9	B,I	autóctone*
Clariidae				
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)	#	32.9	D,V	exótica
Doradidae				
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	#	60	B,I	alóctone
<i>Ossancora eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	#	10.2	S,I	alóctone
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	#	10.4	D,B,I	alóctone
Heptapteridae				
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i> Schubart & Gomes, 1959	NUP9348	10.6	D,V,I	autóctone
<i>Imparfinis mirini</i> Haseman, 1911	#	8.5	D,B,I	autóctone
<i>Imparfinis schubarti</i> (Gomes, 1956)	NUP9355	9.3	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i> (Schubart, 1964)	MZUSP85419	6.7	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann, 1917	NU9372	12.5	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	NUP9346	18	S,D,V,B,I	autóctone*
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	NUP11223 ⁺	47.4	D,V,B,I	autóctone*
Scoloplacidae				
<i>Scoloplax empousa</i> Schaefer, Weitzman & Britski, 1989	NUP9347	2	I	indefinida

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
<i>Pimelodella taenioptera</i> Miranda-Ribeiro, 1914	NUP12759 ⁺	12.1	D,V,B	alóctone
Loricariidae				
Ancistrinae				
<i>Ancistrus</i> sp.	NUP9328	11	V,B	autóctone
Hypoptopomatinae				
<i>Hisonotus insperatus</i> Britski & Garavello, 2003	MZUSP85735	3	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Hisonotus</i> sp.1	NUP9395	3.2	S,D,I	autóctone
<i>Hisonotus</i> sp.2	NUP9392	4.2	S,D,V,B,I	autóctone
Hypostominae				
<i>Hypostomus albopunctatus</i> (Regan, 1908)	#	27	S,V,B	autóctone
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	MCP45945 ⁺	21	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Hypostomus cochliodon</i> Kner, 1854	NUP6800 ⁺	23	S,D,V,B,I	alóctone
<i>Hypostomus iheringii</i> (Regan, 1908)	NUP9354	11.6	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	#	17	S,D,I	autóctone
<i>Hypostomus strigaticeps</i> (Regan, 1908)	NUP9340	15	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Pterygoplichthys anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	#	39.5	B,I	autóctone*
Loricariinae				
<i>Pyxiloricaria menezesi</i> Isbrücker & Nijssen, 1984	NUP9382	14	S,D,V,B,I	indefinida
<i>Farlowella amazonum</i> (Günther, 1864)	NUP9396	22.5	D,B,I	indefinida
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	NUP9338	30	S,D,V,B,I	alóctone
<i>Rineloricaria lanceolata</i> (Günther, 1868)	NUP9336	9.5	S,D,B,I	indefinida
<i>Rineloricaria</i> sp.	NUP9342 ⁺	8.6	S,D,I	indefinida
Pimelodidae				

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	NUP503	52.5	D,V,B,I	autóctone*
<i>Pimelodus maculatus</i> La Cepède, 1803	#	36	S,D,B,I	autóctone*
<i>Pimelodus misteriosus</i> Azpelicueta, 1998	NUP12113*	14.3	---	indefinida
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	NUP12799 ⁺	38.5	D	alóctone
<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix & Agassiz, 1829)	NUP668*	62	---	autóctone*
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz, 1829)	NUP12798 ⁺	114	D,V,B,I	autóctone*
<i>Sorubim lima</i> (Bloch & Schneider, 1801)	NUP11204 ⁺	50.5	B,I	alóctone
Pseudopimelodidae				
<i>Pseudopimelodus mangurus</i> (Valenciennes, 1835)	NUP539 ⁺	34.5	I	autóctone*
Trichomycteridae				
<i>Trichomycterus</i> sp.	UFRGS11158	8	D	autóctone
<i>Paravandellia oxyptera</i> Miranda Ribeiro, 1912	#	2.8	D	autóctone*
CYPRINODONTIFORMES				
Poeciliidae				
<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda, 2008	NUP9360	3.4	D,B,I	autóctone*
<i>Poecillia reticulata</i> Peters, 1859	NUP9379	3.5	D,V,B	alóctone
Rivulidae				
<i>Melanorivulus apiamici</i> (Costa, 1989)	NUP9350	3	D,I	autóctone
<i>Rivulus pictus</i> Costa, 1989 (syn. <i>Melanorivulus pictus</i>)	DZSJRP007474*	2.6	---	autóctone
SYNBRANCHIFORMES				
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	NUP9357	150*	S,D,V,B,I	autóctone*
PERCIFORMES				
Cichlidae				

Tabela 1. Continuação...

Espécies	voucher	Tamanho (cm)	sub-bacias	origem
Synbranchidae				
<i>Apistogramma commbrae</i> (Regan, 1906)	#	3.3	I	alóctone
<i>Astronotus cras sipinnis</i> Heckel, 1840	#	24	V,B	alóctone
<i>Chaetobranchopsis australis</i> Eigenmann & Ward, 1907	NUP9366	12	I	alóctone
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	NUP9385	7.4	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	MZUSP85416	14.5	S,D,V,B,I	autóctone
<i>Tilapia rendalli</i> (Boulenger, 1897)	NUP9316	15	D,B,I	exótica
<i>Gymnogeophagus setequedas</i> Reis; Malabarba & Pavanelli, 1992	MCP45929*	9.8	---	autóctone*
Sciaenidae				
<i>Plagioscion quamosissimus</i> (Heckel, 1840)	NUP1465*	33	---	alóctone
PLEURONECTIFORMES				
Achiridae				
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther, 1862)	MZUSP85259*	23.7	---	alóctone

¹Acrônimos referem-se às seguintes coleções: Universidade Estadual de Maringá (NUP), Universidade Estadual Paulista (DZSRJP), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

²voucher em negrito refere-se às espécies depositas pelo presente trabalho; voucher com asterisco refere-se às espécies registradas e depositadas por outros pesquisadores; voucher com sinal positivo refere-se às espécies depositadas por outros pesquisadores; # refere-se às espécies sem exemplar testemunho na Bacia do Rio Ivinhema.

³autóctone: espécie oriunda do Alto Paraná, asterisco indica localidade-tipo fora do Alto Paraná; alóctone: espécie oriunda de outras bacias da região neotropical; exótica: espécie oriunda de outros continentes.

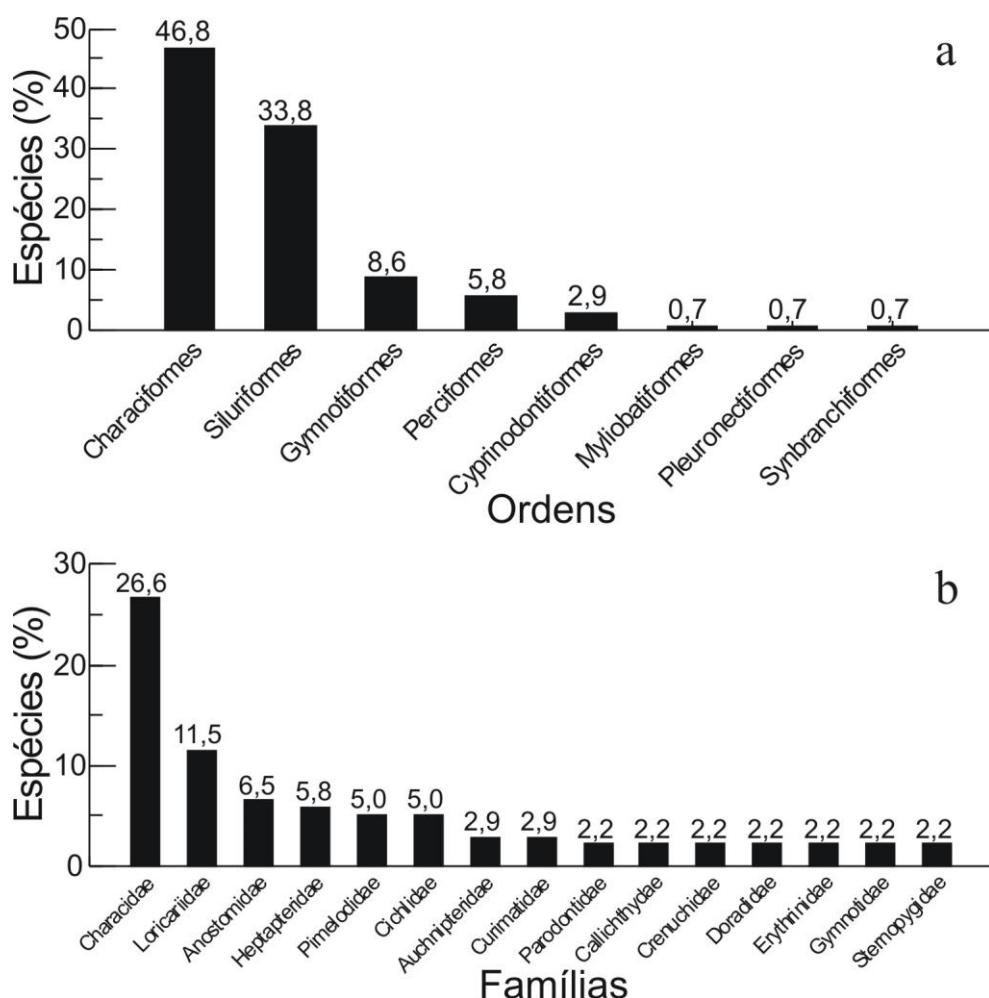


Figura 2. Ictiofauna da Bacia do Rio Ivinhema: **a** - frequência de espécies por Ordens; **b** - frequência de espécies por Famílias. Famílias abaixo de 2.1%: Apterontidae, Hypopomidae, Poeciliidae, Rhamphichthyidae, Rivulidae, Trichomycteridae, Acestrorhynchidae, Achiridae, Aspredinidae, Cetopsidae, Clariidae, Cynodontidae, Hemiodontidae, Lebiasinidae, Potamotrygonidae, Prochilodontidae, Pseudopimelodidae, Sciaenidae, Scoloplacidae;

Ao verificar o ranqueamento das espécies, através de suas frequências de ocorrências, observa-se que as espécies mais frequentes foram: *A. altiparanae* (66,5%), *S. notomelas* (57,7%) e *B. stramineus* (54,8%) (Figura 3a). A curva de acumulação de espécies em função dos pontos amostrais demonstra uma estabilização no acréscimo de espécies. Com 84 amostragens haviam sido registradas 110 espécies, ou seja, com menos da metade das amostragens, 90% das espécies já haviam sido representadas (Figura 3b). O estimador de riqueza bootstrap apresentou uma estimativa de 149 ± 7 espécies de peixes para toda a Bacia do Rio Ivinhema.

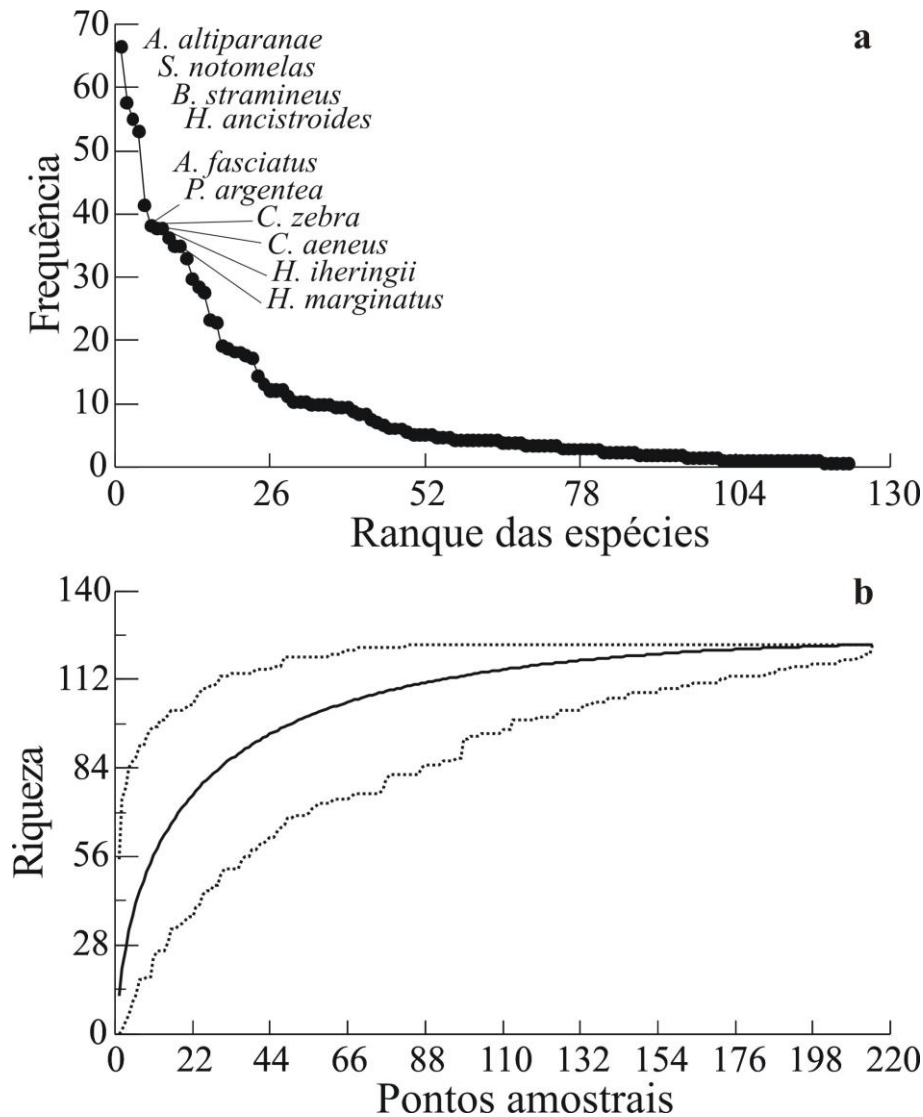


Figura 3. Whitaker plot das espécies com base em suas frequências de ocorrências (a) e curva de acumulação de espécies (b) registradas na Bacia do Rio Ivinhema. Linha traceja representa o erro padrão da estimativa.

O comprimento das espécies variou de 2 a 150 cm, com média de 23,3 cm. A ictiofauna da bacia do Rio Ivinhema é composta principalmente por espécies de pequeno porte, sendo que 74 espécies (60,16%) são menores do que 20 cm; 30 espécies (24,39%) entre 20 e 40 cm; e, apenas 19 espécies (15,44%) atingem tamanhos superiores a 40 cm. Ao examinar a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente altitudinal, verificou-se um aumento significativo no tamanho das espécies no sentido montante-jusante, ou seja, nas partes mais altas da bacia foram registradas as espécies com menores comprimentos quando comparados com as porções inferiores da bacia (planície), onde foram registradas espécies em média maiores (Figura 4).

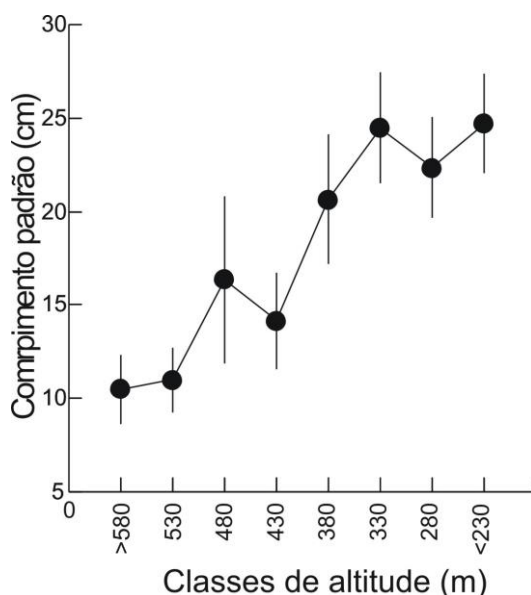


Figura 4. Tamanho médio das espécies e erro padrão ao longo do gradiente de altitude na Bacia do Rio Ivinhema.

Entre as características ambientais dos pontos amostrados, as que mais influenciaram a riqueza de espécies foram: largura, profundidade e altitude. Todas influenciaram significativamente, sendo que altitude influenciou de forma negativa (Tabela 2).

Tabela 2. Resultado da análise de regressão múltipla stepwise para riqueza de espécies e as características selecionadas dos pontos amostrados.

Var. Resposta	Var. Explanatória	Coef. Angular (b)	p
Riqueza (gl=3, 211; n=215) $R^2 = 0,318$	Largura	0,093	0,010
	Profundidade	3,9	<0,001
	Altitude	-0,028	<0,001

Ao analisar esta riqueza de espécies ao longo do gradiente altitudinal, ficou evidente que existe um padrão no acúmulo de espécies e na riqueza estimada no sentido montante-jusante da bacia, ou seja, verificou-se uma diferença significativa na riqueza de espécies, com aproximadamente 25 espécies nas porções mais altas e com 121 espécies nas porções mais inferiores da bacia (Figura 5a). A mesma análise realizada por sub-bacia demonstra uma diferença significativa na riqueza entre as mesmas, com a riqueza de 66 e 67 nos Rios Santa Maria e Vacaria, rios localizados nas porções mais altas, 89 e 107 nos rios Dourados e Brilhante, e com riqueza de 126 no Rio Ivinhema, localizado na planície da bacia (Figura 5b).

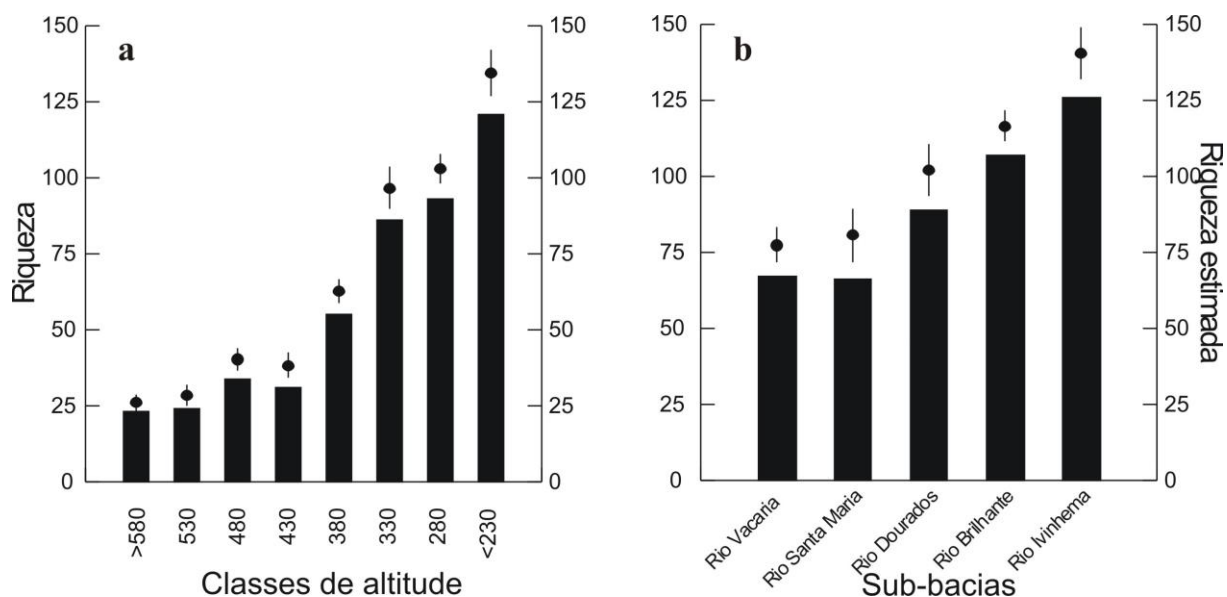


Figura 5. Riqueza de espécies (barras) e riqueza média estimada de espécies (círculos) com erro padrão ao longo do gradiente altitudinal (A) e por sub-bacias (B) na Bacia do Rio Ivinhema

Através da ordenação das espécies pela frequência de ocorrência nas classes de altitude, foi possível evidenciar seis grupos de espécies que ocorreram em I – altitudes maiores; II – todas as classes, com preferência em altitudes maiores; III – altitudes intermediárias; IV– todas as classes, com preferência em altitudes menores; V – classes intermediárias e de menores altitudes (Figura 6).

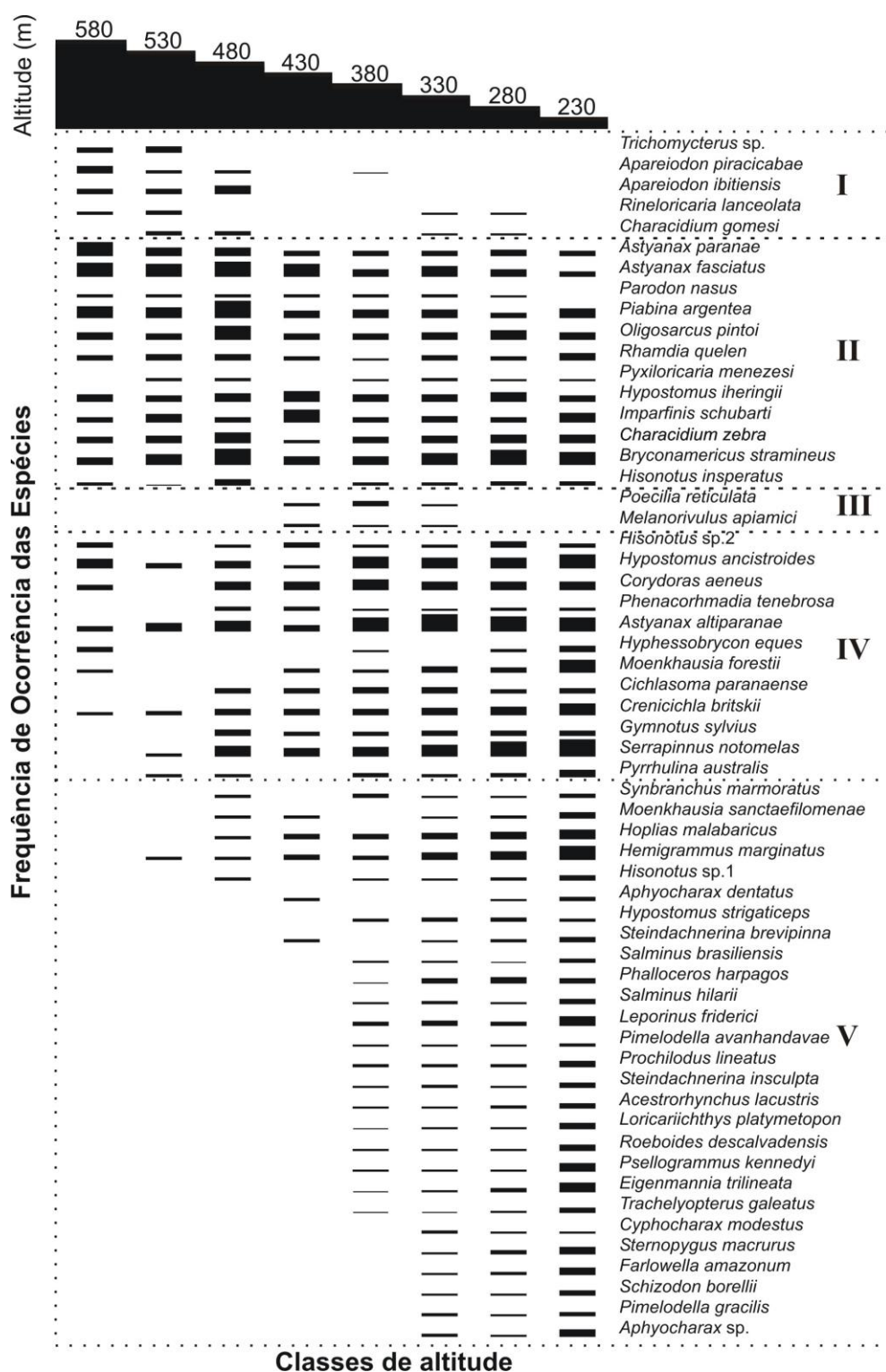


Figura 6. Gráfico composto de ordenação de frequência de ocorrência das espécies de peixes, com frequência acima de 5%, em função das classes de altitude na Bacia do Rio Ivinhema. Grupos de espécies mais frequentemente registradas nas classes em: I – altitudes maiores; II – todas as classes, com preferência em altitudes maiores; III – altitudes intermediárias; IV – todas as classes, com preferência em altitudes menores; V – classes intermediárias e de menores altitudes.

Discussão

Ao tomarmos por base as 310 espécies inventariadas por Langeani et al. (2007) em toda a bacia do Alto Rio Paraná, vemos que a Bacia do Rio Ivinhema abriga uma expressiva ictiofauna com 44,5% da riqueza registrada no Alto Rio Paraná. Isto demonstra a importância desta bacia na composição de espécies, mesmo compreendendo 5% de área total da bacia do Alto Rio Paraná e, ainda, demonstra uma alta representatividade de espécies coletadas ao longo dos 10 anos de amostragem. No trabalho de Langeani et al. (2007) foram listadas 50 prováveis espécies novas para o Alto Rio Paraná, contudo nossos levantamentos indicam que este número pode ser ainda maior, visto que foram registradas espécies cuja identificação não foi possível e que não foram listadas pelo referido trabalho. Após consultas a taxonomistas, temos como prováveis novas espécies: *Hisonotus* sp.1, *Hisonotus* sp.2, *Serrapinnus* sp., *Ancistrus* sp., *Rineloricaria* sp., *Trichomycterus* sp. e *Gymnorhamphichthys* sp., desta maneira, 5,6% das espécies coletadas são pouco ou completamente desconhecidas da ciência; isso sem considerar as espécies cujas definições taxonômicas ainda permanecem incertas.

A maior representatividade de espécies de Characiformes e Siluriformes é um padrão frequentemente reportado em corpos d'água na região neotropical (Castro et al. 2004, Maier et al. 2008). Estas duas ordens representaram 81,7% das espécies registradas, um padrão condizente com o reportado por Langeani et al. (2007) ao registrar 80% das espécies também pertencentes a Characiformes e Siluriformes na Bacia do Alto Rio Paraná. Por outro lado, a maior representatividade das famílias Characidae e Loricariidae reflete, de acordo com Reis et al. (2003) e Buckup et al. (2007), um padrão recorrente nas águas continentais brasileiras.

Embora a maioria das espécies registradas na Bacia do Rio Ivinhema seja autóctone (64%) do Alto Rio Paraná, há uma considerável percentagem de alóctones (23%). As duas espécies exóticas registradas (1,4%), *Clarias gariepinus* e *Tilapia rendalli*, foram introduzidas na bacia do Alto Rio Paraná através de pisciculturas (Langeani et al. 2007). Este é o primeiro registro de *Clarias gariepinus* nas sub-bacias do Rio Dourados e Rio Vacaria, ampliando desta forma a área de ocorrência desta espécie, considerada com alta capacidade de adaptação e capaz de trazer sérias consequências a ictiofauna nativa (Alves et al. 1999). Pescadores e ribeirinhos relataram durante as amostragens que esta espécie tem sido frequentemente capturada nestas sub-bacias, mas principalmente no Rio Dourados e com elevada abundância. Entre as espécies alóctones, 20 passaram a ser registradas no Alto Rio Paraná após a construção de Itaipu, de acordo com Langeani et al. (2007). Além dessas, *Apistogramma commbrae* e *Chaetobranchopsis australis*, registradas pela primeira vez no

Alto Rio Paraná por Suárez et al. (2011), podem ter sido introduzidas intencionalmente ou acidentalmente pelo aquarismo, ou ainda, também após a construção de Itaipu, uma vez que estas espécies ocorrem no Baixo Rio Paraná.

O número de espécies nos riachos da Bacia do Rio Ivinhema (112) demonstra uma riqueza elevada se comparada com outros trabalhos em riachos de rios do Alto Rio Paraná como, por exemplo, os de Castro et al. (2003), Castro et al. (2004), Gubiani et al. (2006) e Gomiero & Braga (2006a,b), que registraram, respectivamente, 52, 64, 62, 48 e 48 espécies. Além dos fatores ambientais locais, sabe-se que os rios da bacia do Rio Paraná inseridos no estado de São Paulo têm sofrido uma série de represamentos por barragens hidrelétricas, o que interfere na interconexão das sub-bacias, impedindo a recolonização e, portanto, influenciando as riquezas de espécies registradas. Por outro lado, a Bacia do Rio Ivinhema, na porção oeste do Alto Rio Paraná, é livre de represamentos, o que pode contribuir para uma maior comunicação entre os riachos, facilitando desta forma o fluxo de espécies na própria bacia e até mesmo a recolonização por espécies oriundas da planície do Rio Paraná. Outros fatores que não podem deixar de ser considerados são o tempo e área do inventário, o que implica em um esforço amostral maior e que pode ter colaborado para uma maior representatividade de espécies.

O ranqueamento baseado na frequência das espécies demonstra a ocorrência de poucas espécies frequentes e muitas espécies com baixas frequências, num padrão em “J” invertido. As espécies mais comuns, *A. altiparanae*, *S. notomelas*, *B. stramineus* e *H. ancistroides*, são de pequeno porte, com alta capacidade de adaptação e colonização, frequentes nos mais diferentes tamanhos de corpos hídricos e com uma grande plasticidade alimentar. São espécies com registros ao longo de toda a Bacia do Rio Ivinhema e que também possuem ampla distribuição em todo o Alto Rio Paraná (Castro et al. 2003, Castro et al. 2004, Gubiani et al. 2006, Teresa & Casatti 2010, Viana et al. 2013). *Astyanax altiparanae*, a espécie mais frequente, de acordo com Castro et al. (2004) é onívora, o que faz com que esta se adapte muito bem as diferentes condições alimentares, espaciais ou sazonais, apresenta desovas parciais durante todo o ano em corpos d’água pequenos e desova total em grandes (Garutti 1989), é independente do substrato para reprodução e não apresenta cuidado parental (Agostinho & Júlio Jr. 1999). Desta forma, assim como apontado por Castro et al. (2004), acredita-se que estas características em conjunto apresentam-se de maneira muito vantajosa para o sucesso ecológico desta espécie, possibilitando que a mesma seja a mais frequente e encontrada nos mais diversos tipos de corpos d’água em um ambiente tão complexo como é a Bacia do Rio Ivinhema.

A curva de acumulação de espécies por pontos amostrados demonstra que houve uma estabilização, evidenciando que um esforço adicional considerável deveria ser feito para que novas espécies fossem registradas. Isto pode ser corroborado com a estimativa bootstrap de riqueza total para a bacia que estimou 149 espécies, uma diferença de 12 espécies para o total inventariado, sendo assim, tal diferença é o indicativo de uma representação satisfatória (92%) para a ictiocenose desta bacia.

Uma ampla faixa de comprimento padrão foi registrada para os peixes inventariados (2,0 a 150,0 cm), contudo, evidencia-se que a ictiofauna da Bacia do Rio Ivinhema é composta principalmente por espécies de pequeno porte, sendo 60,16% menores do que 20 cm. Apesar de termos um maior número de amostragens em córregos, e isso pode influenciar no maior registro de espécies de pequeno porte (Castro 1999, Castro et al. 2003, 2004, Couto & Aquino 2011), acreditamos que este seja um padrão de fato para a bacia, pois as espécies de portes maiores foram registradas nas classes de altitudes intermediárias, abaixo de 430 m, em pontos localizados nos rios Dourados, Brilhante e Ivinhema. Aliado a isto, no trabalho de Langeani et al. (2007), 65% das 310 espécies inventariadas no Alto Rio Paraná foram de pequeno porte (≤ 21 cm) e Castro (1999) afirma ainda que 50% da ictiofauna dulcícola sul-americana seja de pequeno porte. De acordo com este mesmo autor, este padrão pode ser uma resposta às altas variabilidades hidrológicas registradas em riachos, mas também acreditamos que sejam forças estruturadoras em rios de maiores altitudes, onde o nível da água pode variar entre períodos de chuva e de seca na ordem de 5 metros (observação pessoal). Espécies de pequeno porte são conhecidas em geral por exibirem uma elevada resiliência populacional, o que lhes permite uma rápida recolonização dos ambientes após alterações hidrológicas devido às variações no nível da água em períodos de chuvas, portanto espécies de pequeno porte tendem a ser favorecidas nestes ambientes (Castro 1999).

É sabido que comunidades de peixes podem exibir uma variação temporal em suas composições, contudo neste trabalho esta avaliação não foi possível devido à extensão do período amostral e por falta de dados que caracterizassem a sazonalidade de maneira padronizada. Deste modo, a distribuição espacial e a riqueza de espécies de peixes foram avaliadas de forma a testar a importância de alguns fatores locais e regionais na estruturação da ictiofauna na Bacia do Rio Ivinhema. A bacia como um todo foi amostrada de maneira a garantir uma sucessão contínua de ambientes (rios e riachos), algo possível nesta bacia, pois a mesma encontra-se com os ambientes lóticos íntegros e com seus cursos sem grandes modificações. Aliado a isso, estudos no Alto Rio Paraná têm demonstrado que a variação

espacial exerce maior influência na distribuição das espécies do que a variação sazonal (Langeani et al. 2005, Suárez 2008, Suárez & Lima-Júnior 2009, Couto & Aquino 2011).

Posto isto, entre as variáveis que foram selecionadas pela regressão múltipla stepwise e que melhor descreveram a riqueza de espécies foram o gradiente altitudinal, um fator regional na bacia, cuja riqueza correlacionou-se negativamente, e as variáveis profundidade e largura, fatores locais, que influenciaram positivamente a riqueza. Estas duas últimas variáveis integram o volume do corpo hídrico amostrado e vai de encontro com o postulado por Gorman & Karr (1978) ao afirmarem que corpos d'água mais volumosos são capazes de abrigar maior número de espécies, pois em geral apresentam mais recursos e são estruturalmente mais complexos.

O aumento significativo da riqueza de espécies ao longo do gradiente altitudinal, no sentido montante-jusante, pode ser explicado por fatores ambientais diferentes, habitats e barreiras, podendo ser em escala temporal, ou como o foco do presente trabalho, em escala espacial. De acordo com a Teoria do Rio Contínuo (Vannote et al. 1980), há um aumento na complexidade estrutural e um gradiente contínuo das condições físicas e bióticas, no sentido montante-jusante. Ambientes mais próximos da foz são mais volumosos e apresentam uma produção primária autóctone maior que os ambientes de cabeceiras, comportando assim uma ictiofauna com diferentes níveis tróficos e uma riqueza de espécies maior (Gorman & Karr 1978). São ambientes maiores, mais complexos estruturalmente e mais estáveis quanto ao volume e vazão, o que permite, portanto, que mais espécies coexistam (Vannote et al. 1980).

Regiões a montante da bacia hidrográfica são constituídas em geral por habitats de menor diversidade (volume e complexidade) e são habitats com características ambientais muito variáveis (Jackson et al. 2001), principalmente os córregos que apresentam cursos de água mais reduzidos que os rios. Assim, riquezas menores são esperadas em maiores altitudes devido a grande variabilidade de fluxo e vazão de água que podem atuar como controle abiótico das espécies de peixes (Peres-Neto 1995). Além disso, outro fator que certamente influencia em uma menor riqueza nas cabeceiras são as barreiras impostas pela altitude que impossibilitam a colonização das partes mais altas da bacia por um número maior de espécies. O gradiente altitudinal é um padrão bem conhecido como estruturador de comunidades de peixes, tal como reportado por Grenouillet et al. (2004), Suárez & Lima-Junior (2009), Couto & Aquino (2011), Pease et al. (2012) e Viana et al. (2013), que também detectaram um aumento na riqueza de espécies ao longo do gradiente.

A riqueza das sub-bacias pode ser influenciada, além do fator altitude em que cada sub-bacia está localizada, como já discutido, pela distância destas da foz com o Rio Paraná,

que atua provavelmente como fonte de colonização/substituição de espécies. As sub-bacias dos Rios Vacaria e Santa Maria estão nas porções mais altas, têm áreas de drenagens menores e são as mais distantes do Rio Paraná. O Rio Dourados ocupa uma posição intermediária e os Rios Brilhante e Ivinhema têm áreas de drenagens maiores, estão localizados na planície e mais próximos do Rio Paraná. Em ambientes lóticos, além dos fatores locais serem importantes para determinar a ocorrência das espécies, os fatores regionais devem ser considerados tais como a posição dos pontos amostrados (Osborne & Wiley 1992), distância de uma provável fonte de colonização de espécies, tal como a planície de inundação (Súarez & Petrere Júnior 2006) e a área da bacia (Oberdorff et al. 1995). Da mesma maneira, Matthews (1998) debate que o tamanho dos cursos d'água, a posição longitudinal e os padrões regionais e biogeográficos de cada unidade amostral são importantes fatores determinantes da riqueza local das espécies.

Ao ordenar as espécies com frequência acima de 5% nas amostragens em função do gradiente altitudinal, pôde ser verificada formação de grupos de espécies de acordo com a frequência diferenciada em cada porção da bacia. Desta ordenação foi possível evidenciar que um pequeno número de espécies ocorreu principalmente em altitudes maiores (Grupo I), formado por espécies que frequentemente são registradas em corpos d'água estreitos, rasos, de alta velocidade e que têm o substrato composto por rochas. Outro grupo pequeno (Grupo III) foi formado por duas espécies *P. reticulata* e *M. apimici*, que apesar de serem espécies de ampla ocorrência, foram registradas principalmente nas margens de riachos ou em riachos de baixa velocidade. *Poecilia reticulata* é uma espécie conhecida por sua alta capacidade competitiva frente a ambientes alterados, principalmente em ambientes poluídos tal como riachos urbanos, conforme demonstrado por Cunico et al. (2006); esta espécie foi frequentemente encontrada em riachos urbanos na cidade de Dourados. Os grupos II e IV foram formados em grande parte por espécies que se demonstraram generalistas em relação a sua ocorrência, embora com tendências do grupo II para ambientes de maior altitude e do grupo IV para ambientes de menor altitude. O grupo V, o maior de todos, foi composto basicamente por espécies que ocorreram em menores altitudes, sendo que algumas espécies foram registradas em altitudes intermediárias.

Através da ordenação de frequência das espécies por classes de altitude, embora possa apresentar uma visão simplificada da ocorrência destas, fica evidente que nem todas as espécies são aptas a atingirem as porções mais altas da bacia e que algumas não ocorrem nas porções mais baixas. Esta constatação é corroborada por Barreto & Uieda (1998) ao afirmarem que, entre outros fatores, a declividade pode atuar restringindo o movimento das

espécies e restringindo a colonização das partes mais altas da bacia por espécies de áreas mais baixas. Isto também ocorre, por que condições ambientais diferentes e barreiras atuam em escalas espacial e temporal diretamente sobre a distribuição das espécies, determinando a estrutura das comunidades de peixes. Tais heterogeneidades hidrológicas em cada sub-região da bacia podem atuar localmente sobre processos de colonização, dispersão e extinção de espécies (Poff & Allan 1995, Poff 1997).

O fato de nem todas as espécies serem registradas nas partes mais altas sugere que este grupo de espécies possui características comuns que não apenas as possibilitam transpor as barreiras impostas pela altitude, mas provavelmente possuem características que as possibilitam se estabelecerem nestes ambientes, que em geral, são muito mais imprevisíveis e hidrologicamente severos. Por outro lado, o grupo maior de espécies que ocorre nas áreas mais baixas, além de distinto do grupo de espécies que atinge áreas mais altas, deve ser dotado de características distintas entre si, que possibilitam a coexistência destas, visto que em ambientes mais estáveis como os das porções mais baixas da bacia, outros fatores devem influenciar a composição de espécies nestes ambientes. Isso é corroborado por Winemiller et al. (2008) ao afirmarem que as porções mais altas e as mais baixas de um rio abrigam espécies de peixes com características biológicas distintas, tais como adaptações a correntezas, tamanho e formato corporal e adaptações às diferentes características hidrogeoquímicas locais. Portanto, pode-se sugerir, de acordo com Poff (1997), que a altitude esteja atuando como um dos filtros nestes ambientes lóticos, determinando as espécies capazes de colonização nas partes mais altas e que relações biológicas, que não têm em geral muita influência na estruturação das comunidades de peixes nas cabeceiras, estejam atuando como estruturadoras nas porções mais de planície, tais como especializações de habitats e dinâmicas de colonização-extinção (Peres-Neto 2004), contudo estudos voltados especificamente a esta temática devem ser conduzidos a fim de verificar realmente esta possibilidade.

Interessante notar que juntamente com o aumento na riqueza de espécies ao longo do gradiente, há também uma substituição de espécies, uma vez que das 123 espécies registradas, somente 23 foram constantes em todas as classes de altitudes. Desta forma, evidencia-se que a composição muda não apenas pelo acréscimo de espécies, mas pela substituição das existentes e mais frequentes apenas nas porções mais altas da bacia. O padrão de adição de espécies é esperado em sistemas hidrográficos onde a diversidade de habitat e mudanças geomórficas ocorram (Horwitz 1978) enquanto a substituição seja prevalente em regiões montanhosas onde ocorre uma grande variabilidade de temperatura, sendo esta maior em regiões de menores altitudes (Rahel & Hubert 1991). Acreditamos que ambos os processos podem estar

ocorrendo na bacia do Rio Ivinhema, pois ainda que não tenhamos dados de temperatura, a amplitude de altitude na bacia varia entre 219 a 700 metros e em média os trechos amostrados nas regiões mais baixas são maiores e apresentam menores velocidades da água, o que permite a maior deposição de sedimentos. Isto indica que as regiões mais baixas são habitats maiores, mais diversos e com composição geomórfica diferente das regiões mais altas. Estes resultados vão de encontro ao relatado por Petry & Schulz (2006) ao afirmarem que a adição e a substituição de espécies são processos prevalentes na distribuição das espécies de peixes em ambientes lóticos.

Em conclusão, este trabalho proporcionou um maior conhecimento da composição e estruturação das espécies de peixes ao longo da Bacia do Rio Ivinhema, contribuindo para diminuir a carência de informações sobre as comunidades de peixes em um ecossistema relativamente íntegro e contínuo das cabeceiras à sua foz na Bacia do Alto Paraná. Oferece também resultados importantes sobre a distribuição das espécies nas respectivas sub-bacias que podem servir de referência para compreender este processo na região, contribuir para o manejo e auxiliar os tomadores de decisão na implementação de políticas que visem à conservação da bacia como um todo. Além de contribuir como uma base de referência para monitoramentos da ictiofauna na bacia, que vem ao longo da última década passando por grandes modificações de suas paisagens devido à expansão agrícola da cana-de-açúcar. A ictiofauna é composta principalmente por espécies de pequeno porte e o gradiente altitude influencia tanto na distribuição dos tamanhos como na riqueza e composição de espécies. A clara distribuição das espécies ao longo do gradiente altitudinal sugere a atuação deste como um filtro à capacidade de ocupação do habitat pelas espécies, contudo estudos mais direcionados a questão de grupos devem ser testados levando em consideração não só a ocorrência das espécies, mas um maior número de características destas e que possam em conjunto estruturar a composição íctica ao longo da bacia e, assim, entender melhor como estas relações se processam.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao suporte financeiro da Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul (FUNDECT) e do Conselho Nacional de Tecnologia e Desenvolvimento Científico (CNPq). Ao apoio logístico nas atividades de campo e de laboratório de João P. da Silva, Karina K. Tondato, Alexandro C. Florentino, Luzia S. Lourenço, Patrícia L. Rondon, Aryadne S. Rocha, Fabiane S. Ferreira,

Maiane J. Pereira, Viviane V. Azevedo, Gabriela S. V. Duarte, Marcelo M. de Souza, Mariane I. Santos, Lidiani Q. L. Ximenes, Paula S. Doreto e à Ana P. Lemke pelo auxílio com os mapas. Wagner Vicentin e Gabriel N. de Souza agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos de doutorado e mestrado, respectivamente. Yzel R. Suárez agradece ao CNPq pela bolsa produtividade em pesquisa.

Referências Bibliográficas

- AGOSTINHO, A.A., GOMES, L.C. & PELICICE, F.M. 2007. Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. EDUEM, Maringá.
- AGOSTINHO, A.A., GOMES, L.C., SUZUKI, H.I. & JÚLIO JUNIOR, H.F. 2003. Migratory fishes of the Upper Paraná River Basin Brazil. In Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status (J. Carolsfeld, B. Harvey, C. Ross & A. Baer, eds.). World Bank, Vitoria, p.19-89.
- AGOSTINHO, A.A. & JÚLIO JR., H.F. 1999. Peixes da bacia do Alto rio Paraná. In Lowe-McConnell, R. H. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais (A.E.A.M. Vazzoler, A.A. Agostinho & P.T. Cunningham, tradutores.). EDUSP, São Paulo, p.374-400.
- AGOSTINHO, A.A., THOMAZ, S.M., MINTE-VERA, C.V. & WINEMILLER, K.O. 2000. Biodiversity in the high Paraná riverfloodplain. In Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. (B. Gopal, W.J. Junk & J A. Davis, eds.). Backhuys Publishers, Leiden, p. 89-118.
- AQUINO, P.P.U., SCHNEIDER, M., MARTINS-SILVA, M.J., PADOVESI-FONSECA, C., ARAKAWA, H.B. & CAVALCANTI, D.R. 2009. Ictiofauna dos córregos do Parque Nacional de Brasília, bacia do Alto Rio Paraná, Distrito Federal, Brasil Central. Biota Neotrop. 9(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n1/pt/abstract?inventory+bn02809012009> (último acesso em 20/02/2014).
- ALVES, C.B.M., VONO, V. & VIEIRA, F. 1999. Presence of the walking catfish *Clarias gariepinus* (Burchell) (Siluriformes, Clariidae) in Minas Gerais state hydrographic basins, Brazil. Rev. Bras. Zool. 16(1):259-263.

- ARAÚJO, N.B. & TEJERINA-GARRO, F.L. 2007. Composição e diversidade da ictiofauna em riachos do Cerrado, bacia do ribeirão Ouvidor, alto rio Paraná, Goiás, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 24(4):981-990.
- BARRETO, M.G. & UIEDA, V.S. 1998. Influence of the abiotic factors on the ichthyofauna composition in different orders stretches of Capivara river, São Paulo State, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26:2180-2183.
- BENNEMANN, S.T., SHIBATTA, O.A. & GARAVELLO, J.C. 2000. Peixes da bacia do rio Tibagi: uma abordagem ecológica. EDUEL, Londrina.
- BRYCE, S.A., LARSEN, D.P., HUGHES, R.M. & KAUFMANN, P.R. 1999. Assessing relative risks to aquatic ecosystems: a mid-Appalachian case study. *J. Am. Water Resour. As.* 35(1):23-36. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-1688.1999.tb05449.x>
- BUCKUP, P.A., MENEZES, N.A. & GHAZZI, M.S. 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- CASTRO, R.M.C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In *Ecologia de peixes de riachos* (E.P. Caramaschi, R. Mazzoni & P.R. Peres-Neto, eds.). PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p.139-155.
- CASTRO, R.M.C., CASATTI, L., SANTOS, H.F., FERREIRA, K.M., RIBEIRO, A.C., BENINE, R.C., DARDIS, G.Z.P., MELO, A.L.A., STOPLIGLIA, R., ABREU, T.X., BOCKMANN, F.A., CARVALHO, M., GIBRAN, F.Z. & LIMA, F.C.T. 2003. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do Rio Paranapanema, Sudeste e Sul do Brasil. *Biota Neotrop.* 3(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v3n1/pt/abstract?article+BN01703012003> (último acesso em 20/12/2013).
- CASTRO, R.M.C., CASATTI, L., SANTOS, H.F., MELO, A.L.A., MARTINS, L.S.F., FERREIRA, K.M., GIBRAN, F.Z., BENINE, R.C., CARVALHO, M., RIBEIRO, A.C., ABREU, T.X., BOCKMANN, F.A., PELIÇÃO, G.Z., STOPLIGLIA, R. & LANGEANI, F. 2004. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos da bacia do Rio Grande no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotrop.* 4(1): <http://www.biotaneotropica.cria.org.br/v4n1/pt/download?article+BN01704012004> (último acesso em 20/12/2013).
- COUTO, T.B.A. & AQUINO, P.D.P.U. 2011. Structure and integrity of fish assemblages in streams associated to conservation units in Central Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 9(2):445-454. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252011000200023>

- CUNICO, A.M., AGOSTINHO, A.A. & LATINI, J.D. 2006. Influência da urbanização sobre as assembléias de peixes em três córregos de Maringá, Paraná. *Rev. Bras. Zool.* 23(4):1101-1110. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752006000400018>
- DOMINGUES, T.A. & THOMAZ JUNIOR, A. (2012). A territorialização da cana-de-açúcar no Mato Grosso do Sul. *Cad. Prudentino Geogr.* 34(1):138-160.
- FIALHO, A.P., OLIVEIRA, L.G., TEJERINA-GARRO, F.L. & GOMES, L.C. 2007. Fish assemblages structure in tributaries of the meia Ponte River, Goiás, Brasil. *Neotrop. Ichthyol.* 5(1):53-60. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252007000100007>
- FROESE R. & PAULY D. 2014. Editors, FishBase: World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org/home.htm>). (último acesso em 20/02/2014).
- GARUTTI, V. 1989. Contribuição ao conhecimento reprodutivo de *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), em cursos de água da bacia do Rio Paraná. *Rev. Bras. Biol.* 49(2):489-495.
- GOMIERO, L.M. & BRAGA, F.M.S. 2006a. Ichthyofauna diversity in a protected area in the state of São Paulo, southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 66(1):75-83. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842006000100010>
- GOMIERO, L.M. & BRAGA, F.M.S. 2006b. Fish, Corumbataí and Jacaré-Pepira river basins, São Paulo State, Brazil. *Check List* 2(1):57-67.
- GORMAN, O.T. & KARR, J.R. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59(3):507-515. <http://dx.doi.org/10.2307/1936581>
- GRENOUILLET, G., PONT, D. & HÉRISSÉ, C. 2004. Within-basin fish assemblage structure: the relative influence of habitat versus stream spatial position on local species richness. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61(1): 93-104. <http://dx.doi.org/10.1139/f03-145>
- GUBIANI, E.A., HOLZBACH, A.J., BAUMGARTNER, G., NETO, L.B.R. & BERGMANN, F. 2006. Fish, Piquiri River, Upper Paraná River basin, Paraná State, Brazil. *Check List* 2(3): 9-14.
- HELLMANN, J.J. & FOWLER, G.W. 1999. Bias, precision and accuracy of four measures of species richness. *Ecol. Appl.* 9(3):824-834. [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0824:BPAAOF\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0824:BPAAOF]2.0.CO;2)
- HOLT, T.V., MURPHY, D.M. & CHAPMAN, L. 2006. Local and landscape predictors of fish-assemblage characteristics in the Great Swamp, New York. *Northeast. Nat.* 13(3):353-374. [http://dx.doi.org/10.1656/1092-6194\(2006\)13\[353:LALPOF\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1656/1092-6194(2006)13[353:LALPOF]2.0.CO;2)
- HORWITZ, R.J. 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.* 48(3):307-321. <http://dx.doi.org/10.2307/2937233>

- JACKSON, D.A., PERES-NETO, P.R. & OLDEN, J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the role of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58(1):157-170. <http://dx.doi.org/10.1139/f00-239>
- KARR, J.R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6(6):21-27. [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8446\(1981\)006<0021:A0BIUF>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8446(1981)006<0021:A0BIUF>2.0.CO;2)
- LANGEANI, F., CASATTI, L., GAMEIRO, H.S., CARMO, A.B. & ROSSA-FERES, D.C. 2005. Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil. *Neotrop. Ichthyol* 3(2):305-311. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252005000200009>
- LANGEANI, F., CASTRO, R.M.C., OYAKAWA, O.T., SHIBATTA, O.A., PAVANELLI, C.S. & CASATTI, L. 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotrop.* 7(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v7n3/pt/abstract?article+bn03407032007> (último acesso em 18/02/2013).
- MAIER, A., ZAWADZKI, C.H., GRAÇA, W.J. & BIFI, A.G. 2008. Fish, Barra Bonita River, upper Paraná river basin, state of Paraná, Brazil. *Check List* 4(3):336-340.
- MATTHEWS, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York.
- NELSON, J. S. 2006. Fishes of the world. 4 ed. John Wiley & Sons, New York.
- OBERDORFF, T., GUÉGAN, J.F. & HUGUENY, B. 1995. Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*. 18(4):345-352.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. 2011. Vegan: community ecology package. Version 1.17-11. Available from: <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- OSBORNE, L.L. & WILEY, M.J. 1992. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49(4):671-681. <http://dx.doi.org/10.1139/f92-076>
- PEASE, A.A., GONZÁLEZ-DÍAZ, A.A., RODILES-HERNANDEZ, R. & WINEMILLER, K.O. 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biol.* 57(5):1060-1075. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02768.x>
- PERES-NETO, P.R. 1995. Estrutura de comunidades de peixes ao longo de um gradiente lótico de um rio costeiro do leste brasileiro (rio Macacu, RJ). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- PERES-NETO, P.R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, 140(2):352-360. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1578-3>
- 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(1):272-290. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01110.x>
- POFF, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16(2):391-409. <http://dx.doi.org/10.2307/1468026>
- POFF, N. L. & ALLAN, J. D. 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*. 76(2):606-627. <http://dx.doi.org/10.2307/1941217>
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- RAHEL, F.J. & HUBERT, W.A. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a rocky mountain-great plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *T. Am. Fish. Soc.* 120(3):319-332. [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659\(1991\)120<0319:FAAHGI>2.3.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659(1991)120<0319:FAAHGI>2.3.CO;2)
- REIS, R.E. & KULLANDER, S.O. & FERRARIS JUNIOR, C. J. (2003) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDPUCRS, Porto Alegre.
- SCHAEFER, S.A. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). In *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. (L.R. Malabarba & R.P. Reis, eds.). EDPUCRS, Porto Alegre, p. 375-400.
- SCHLOSSER, I.J. 1990. Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fish: implications for environmental management and assessment. *Environ. Manage.* 14(4):621-628. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02394713>
- SMITH, E.P. & VAN BELLE, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40(1):119-129. <http://dx.doi.org/10.2307/2530750>
- SPECIESLINK. <http://www.splink.org.br/> (último acesso em 10/06/2013)
- SÚAREZ, Y.R. 2008. Fish, lower Ivinhema river basin streams, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List* 4(3):226-231.

- SÚAREZ, Y.R. & LIMA-JÚNIOR, S.E. 2009. Variação espacial e temporal nas assembleias de peixes de riachos na bacia do rio Guirá, Alto Rio Paraná. *Biota Neotrop.* 9(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n1/en/abstract?article+bn01709012009>
- SÚAREZ, Y.R. & PETRERE JÚNIOR, M. 2003. Associações de espécies de peixes em ambientes lóticos da bacia do rio Iguatemi, Estado do Mato Grosso do Sul. *Acta Sci. Anim. Sci.* 25(2):364-367. <http://dx.doi.org/10.4025/actascibiolsci.v25i2.2024>
- SÚAREZ, Y.R. & PETRERE JÚNIOR, M. 2006. Gradientes de diversidade nas comunidades de peixes da bacia do rio Iguatemi, Estado do Mato Grosso do Sul. *Iheringia Ser. Zool.* 96(2):197-204. <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212006000200009>
- SÚAREZ, Y.R., SOUZA, M.M., FERREIRA, F.S., PEREIRA, M.J., SILVA, E.A., XIMENES, L.Q.L., AZEVEDO, L.G., MARTINS, O.C. & LIMA JÚNIOR, S.E. 2011. Patterns of species richness and composition of fish assemblages in streams of the Ivinhema River basin, Upper Paraná River. *Acta Limnol. Bras.* 23(2):177-188. <http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X2011000200008>.
- TAYLOR, C.M. & WARREN JR., M.L. 2001. Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology* 82(2):2320-2330. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2320:DISCOS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2320:DISCOS]2.0.CO;2)
- TERESA, F.B. & CASATTI, L. 2010. Importância da vegetação ripária em região intensamente desmatada no sudeste do Brasil: um estudo com peixes de riacho. *Panam. J. Aquat. Sci.* 5(3):444-453.
- THOMAZ, S.M., AGOSTINHO, A.A. & HAHN, NS. 2004. The Upper Paraná river and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Backhuys Publishers, Leiden.
- VANNOTE, R.L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & CUSHING, C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37(1):130-137. <http://dx.doi.org/10.1139/f80-017>
- VIANA, D., ZAWADZKI, C.H., OLIVEIRA, E.F., VOGEL, H.,F. & GRAÇA, W.J. 2013. Estrutura da ictiofauna do rio Bonito, bacia hidrográfica do rio Ivaí, sistema alto rio Paraná, Brasil. *Biota Neotrop.* 13(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n2/pt/abstract?inventory+bn03013022013>
- WINEMILLER, K.O., AGOSTINHO, A.A. & CARAMASCHI, E.P. 2008. Fish ecology in tropical streams. In *Tropical Stream Ecology* (D. Dudgeon, ed.). Academic Press, Salt Lake City, p.107-126.

- CAPÍTULO 2 -

Estrutura funcional e filogenética de comunidades de peixes de riachos ao longo da bacia do rio Ivinhema

Apresentado na forma de artigo segundo as normas da revista *Freshwater Biology*, exceto pelas figuras e tabelas inseridas no corpo do trabalho para facilitar a leitura.

Estrutura funcional e filogenética de comunidades de peixes de riachos ao longo da bacia do rio Ivinhema

Título breve: Estrutura funcional e filogenética em comunidades de peixes de riachos

Wagner Vicentin*¹; Gabriel Nakamura de Souza¹ & Yzel Rondon Suárez^{1,2}

¹Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Av. Costa e Silva, s/n, Campo Grande, MS, CEP: 79070-900 Brasil.

²Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Centro de Pesquisas em Biodiversidade, Rod. Dourados-Itahum, Km 12, Dourados, MS, CEP: 79804-970, Brasil.

* Autor para correspondência: wagnervicentin.bio@gmail.com

Resumo

1. Filtragem ambiental e similaridade limitante entre as espécies são dois mecanismos ecológicos, que dentre outros denominados de regras de montagem, têm sido frequentemente avaliados pela ecologia no intuito de compreender os processos de estruturação e formação das comunidades.
2. Ambientes aquáticos tais como riachos ao longo de uma gradiente fluvial, com muitos gradientes ambientais, podem apresentar oportunidades interessantes para testar as hipóteses de regras de montagem em comunidades de peixes.
3. O presente trabalho foi desenvolvido com o objetivo testar as regras de montagem em comunidades de peixes de riachos, sob diferentes condições de altitude, profundidade e velocidade da água, em 173 trechos de riachos ao longo da bacia do rio Ivinhema. Testamos se os filtros ambientais foram a principal força estruturadora das comunidades de riachos sob condições ambientais mais restritivas, como os de maiores altitudes, menores profundidades e mais correntosos. Por outro lado, a similaridade limitante seria o principal mecanismo estruturador das comunidades de riachos com condições ambientais menos rigorosas nas porções mais inferiores da bacia.
4. Uma árvore filogenética foi construída, com base em publicações recentes sobre filogenia dos principais grupos de peixes registrados neste trabalho, para avaliar as relações de parentesco. As características funcionais relacionadas à alimentação, locomoção e uso do habitat de 107 espécies foram utilizadas para avaliar as relações de similaridade entre as espécies.
5. Agregações funcional e filogenética foram registradas ao longo de todas as subporções da bacia, indicando que a filtragem ambiental foi a principal força estruturante das comunidades. Ao contrário do esperado, a similaridade limitante não foi o principal fator estruturante da comunidade nas subporções de menores altitudes, visto que não foram registradas dispersões funcional e filogenética. Entretanto, a intensidade da agregação das comunidades diminuiu, sugerindo que as forças de filtragem ambiental diminuem ao longo da bacia, embora não o suficiente para que a similaridade limitante seja o principal fator estruturador das comunidades de peixes de riachos.

Palavras-chave: regras de montagem, gradiente fluvial, filtragem ambiental, similaridade limitante, características funcionais

Abstract

1. Environmental filtering and limiting similarity among species are two ecological mechanisms that, among others denominated as assembly rules, have been frequently evaluated by ecology in order to understand the processes involved in structuring and formation of communities.
2. Aquatic environments such as streams along a riverine system, with many environment gradients, may present interesting and alternative opportunities for testing the hypotheses of assembly rules in fish communities.
3. This work was developed in order to test the assembly rules in fish stream communities, under different environmental conditions of altitude, depth and water speed, in 173 stream stretches along Ivinhema river basin. We tested whether environment filtering was the main structure force in stream communities under restrictive environmental conditions, such as high altitude, shallower depths and running waters. On the other side, limiting similarity would be the main structure force in stream communities under less rigorous environmental conditions in lower portions in the basin.
4. A phylogenetic tree was built, based in recent publications about phylogeny of the main fish groups reported in this work, in order to evaluate the relatedness among species. Functional traits related to feeding, locomotion and habitat use of 107 species were utilized to evaluate the similarity relationships among species.
5. Functional and phylogenetic clusterings were registered along all the basin portions indicating that the environment filtering was the main structuring force in the assemblies. Contrary to the expected, limiting similarity was not the main structuring force in communities located in portions of lower altitudes, since functional and phylogenetic overdispersions were not registered. However the intensity in the community clustering decreased, suggesting that the forces of environment filtering decrease along the basin, but they were not enough for the limiting similarity be the main structuring force in fish stream communities.

Key-words: assembly rules, riverine gradient, environment filtering, limiting similarity, functional traits

Introdução

Em meio aos principais processos ecológicos utilizados para testar as regras de montagem, dois deles têm sido frequentemente utilizados para explicar a formação das comunidades e coocorrência de espécies: a filtragem ambiental e a competição entre espécies. A filtragem ambiental prediz que a coocorrência de espécies em determinados ambientes se deve ao fato destas compartilharem características que lhes confirmam vantagens e tolerâncias similares frente às condições abióticas do habitat (Poff, 1997). Assim, a restrição dos valores destas características das espécies é um sinal que filtros ambientais estejam atuando (Pausas & Verdu, 2008). Por outro lado, a exclusão competitiva ocorre quando há exclusão entre espécies similares em função de disputa por recursos, sendo, portanto, uma evidência para a similaridade limitante (MacArthur & Levins 1967; Webb *et al.*, 2002). Adicionalmente, a escala é um fator a ser considerado, visto que estes fatores atuam em níveis hierárquicos diferentes na restrição das características das espécies (Poff, 1997; Brooker *et al.*, 2009).

Neste sentido e de acordo com o modelo conceitual de Webb *et al.* (2002), a filtragem ambiental e a exclusão competitiva são mecanismos de coexistência contemporânea que podem ser avaliados em conjunto. Quando o processo ecológico dominante na estrutura das comunidades forem os fatores abióticos, o ambiente atua como um filtro agrupando as espécies com características similares. Se estas características forem altamente conservadas (características similares entre espécies filogeneticamente próximas) ao longo das linhagens, deve ocorrer o agrupamento filogenético, ou seja, a coocorrência de espécies mais aparentadas será maior do que o esperado ao acaso. Por outro lado, quando as características das espécies forem convergentes (características similares entre espécies filogeneticamente distantes), a filtragem ambiental resultará em dispersão filogenética, ou seja, a coocorrência de espécies menos aparentadas será maior do que o esperado ao acaso. Quando o processo ecológico dominante na estrutura da comunidade for a exclusão competitiva (similaridade limitante) e as características forem conservadas, espera-se que a exclusão resulte em uma coocorrência de espécies similares e aparentadas menor do que o esperado ao acaso, logo, dispersão filogenética. De outro modo, se as características forem convergentes, espera-se que a exclusão competitiva restrinja a coocorrência de espécies filogeneticamente distantes, produzindo padrões filogenéticos iguais ao esperado ao acaso, ou seja, uma distribuição filogenética aleatória (Webb *et al.*, 2002).

Estudos sobre a estrutura de comunidades considerando aspectos funcionais e filogenéticos, embora aplicados incipientemente a uma variedade de grupos, são, em sua

maioria, bem avaliados e desenvolvidos com plantas (Vamosi *et al.*, 2009). Contudo, em ambientes aquáticos, comunidades de peixes de água doce podem oferecer uma alternativa para testar hipóteses sobre regras de montagens, visto que estes ambientes são conhecidos por apresentarem muitos gradientes ambientais, em função dos quais as características das espécies podem variar (Winemiller & Rose, 1992; Hoeinghaus, Winemiller & Bimbaum, 2007; Sternberg & Kennard, 2013). Alguns estudos têm demonstrado associações específicas dos atributos ecológicos das espécies a gradientes ambientais (Goldstein & Meador, 2004; Pease *et al.*, 2012), conduzindo à convergência (Lamouroux, Poff & Angermeier, 2002; Ibañez *et al.*, 2009) ou à dispersão de características dentro das comunidades (Mason *et al.*, 2007).

Os riachos sofrem alterações importantes em tamanho, vazão, diversidade de habitats e disponibilidade de fontes produtoras ao longo do gradiente fluvial das bacias de grandes rios, dos trechos de cabeceiras aos de planícies (Vannote *et al.*, 1980). Portanto, alterações na produção ou entrada de matéria orgânica, combinadas aos efeitos restritivos das características hidrológicas (Poff, 1997) podem influenciar a riqueza e a composição das comunidades de peixes de riachos ao longo do gradiente altitudinal, em geral com riqueza maior nos riachos de menores altitudes (Rahel & Hubert, 1991; Ibañez *et al.*, 2009; Pease *et al.*, 2012).

Fatores locais e regionais podem determinar as estruturas taxonômicas das comunidades de peixes (Poff & Allan, 1995; Poff, 1997). A variação longitudinal e as características ambientais locais, tais como velocidade da água e tamanho do riacho, selecionam as espécies do banco regional (Lamouroux *et al.*, 1999). Essa pressão de seleção é maior em riachos de maior altitude nas cabeceiras; enquanto que nos riachos das porções mais baixas, ambientes hidrologicamente menos estressantes, permitem que mais espécies de peixes ocorram (Taylor & Warren Junior, 2001). De forma semelhante, os padrões de agrupamento funcional e filogenético das comunidades também devem variar ao longo do gradiente longitudinal em função da coocorrência das espécies.

Avaliar a estrutura funcional e filogenética das comunidades de peixes de riachos permite compreender os processos que estruturam as comunidades em determinados ambientes. Assim, os riachos ao longo da bacia do rio Ivinhema, um afluente do Alto Rio Paraná livre de represamentos e com ampla variação ambiental, apresentam uma condição ideal para testar as regras de montagem de comunidades.

Deste modo, o objetivo deste trabalho foi testar o efeito da variação ambiental (altitude, velocidade e profundidade) dos riachos ao longo da Bacia do Rio Ivinhema sobre a

estrutura funcional e filogenética das comunidades de peixes. Testamos se riachos de maiores altitudes apresentavam diferentes padrões de coocorrência de espécies em relação aos riachos de menores altitudes, pois os primeiros são ambientes mais exigentes e estão mais distantes do Rio Paraná, uma possível fonte de colonização. Desta maneira, os riachos devem diferir nos padrões de agregação funcional e filogenética de acordo com o previsto no modelo de Webb *et al.* (2002). Especificamente, buscamos responder as seguintes perguntas: (i) as espécies mais relacionadas filogeneticamente apresentam características funcionais mais semelhantes?; (ii) As estruturas funcionais e filogenéticas das comunidades de peixes de riachos, divididos em subporções ao longo da bacia, diferem do esperado para comunidades aleatoriamente agregadas? e (iii) Os gradientes ambientais dos riachos influenciam na formação das comunidades, ou seja, na coocorrência de espécies?

Material e Métodos

Área de estudo e amostragem

Este trabalho foi conduzido na Bacia do Rio Ivinhema, o principal tributário do rio Paraná na parte oeste de sua bacia no estado de Mato Grosso do Sul. A foz do rio Ivinhema está incluída no trecho entre a hidrelétrica de Porto Primavera e Itaipu, único trecho do rio Paraná livre de grandes represamentos (Agostinho *et al.*, 2000). A Bacia do Rio Ivinhema, com aproximadamente 46.000 km² de área, é subdividida nas sub-bacias dos Rios Dourados (área = 9.900 km²), Santa Maria (área = 2.700 km²), Brilhante (área = 8.878 km²), Vacaria (área = 6.500 km²) e Ivinhema (área = 18.045 km²).

As amostragens foram realizadas em trechos de riachos com extensão de aproximadamente 100 m, entre os anos de 2000 e 2012. Cada trecho foi amostrado ao menos uma vez em cada estação do ano (seca/chuvosa) com o uso de uma armação metálica medindo 80x120 cm coberta com tela mosquiteiro, com abertura de aproximadamente 2 mm. Riachos de maiores volumes também foram amostrados com redes de arrasto (1,5x5 m), confeccionadas com a mesma tela usada na armação metálica, redes de espera (malhas entre 15, 20, 30, 40 e 50 mm nós adjacentes). Em campo, os peixes foram fixados em formol a 10%, acondicionados em sacos plásticos devidamente etiquetados; após um período de dois a três dias, em laboratório, foram transferidos para etanol 70% e identificadas as espécies.

Em cada ponto amostrado, além das coordenadas geográficas, foram obtidas as variáveis físicas do habitat tais como, altitude (m), profundidade (m), velocidade (m/s),

usando para esta última um fluxômetro digital. Todas as variáveis foram medidas 5 vezes em diferentes porções de cada trecho de riacho amostrado e então uma média foi estimada para cada trecho de riacho amostrado. A fim de desconsiderar a influência sazonal, visto que as amostragens ocorreram em anos e com frequência diferentes, a média das variáveis ambientais foi estimada para cada trecho de riacho considerando todas as amostragens realizadas em cada trecho. Velocidade e profundidade foram escolhidas como características físicas do habitat por serem variáveis preditoras importantes para a estrutura das comunidades de peixes em riachos (Lamouroux *et al.*, 1999).

No intuito de minimizar tendências de amostragens de riachos com determinadas características do habitat, procuramos amostrar riachos com características mais variadas possíveis em todas as porções da bacia. Ao interpolar os dados de características físicas do habitat (altitude, profundidade e velocidade), utilizando o algoritmo de curvatura mínima, para toda a Bacia do Rio Ivinhema, verifica-se que há uma ampla variedade de riachos com diferentes profundidades (0,2 - 2,1 m) e velocidades (0,05 - 1,44 m/s), não sendo observada tendência de vício na distribuição dos riachos e suas características ambientais ao longo de toda a bacia. Com relação à altitude, observa-se que há um gradiente entre as porções. Os riachos amostrados na porção superior do rio Dourados são os que se localizam na maior zona de altitude, acima de 600 m, enquanto as nascentes dos rios Brilhante e Vacaria encontram-se aproximadamente a 500 m de altitude. A partir do curso médio do rio Dourados, abaixo da foz do rio Santa Maria e na porção baixa do rio Vacaria, ocorre uma redução pronunciada na altitude para aproximadamente 330 m e a partir deste ponto o declive é suave, até aproximadamente 230 m de altitude, próximo à foz do rio Ivinhema, sendo que apenas na porção sudoeste da bacia, na região limite com a bacia do rio Amambai é que a altitude apresenta leve aumento para aproximadamente 370 m (Fig. 1).

A fim de capturar a variação dos gradientes ambientais na bacia e utilizar ambientes comparáveis entre si, do total de trechos amostrados foram selecionados 173 pertencentes a riachos nas diferentes porções da bacia com até 11 metros de largura. Riachos com apenas uma espécie tiveram que ser excluídos das análises devido à impossibilidade de se estimar as métricas de diversidades propostas neste trabalho. Considerando o rio como rota de migração e a fim de obter a representatividade do gradiente altitudinal, um filtro ambiental que pode limitar o fluxo de espécies, os riachos foram agrupados através de transectos percorridos no canal principal dos rios, dividindo a bacia em subporções dentro de cada sub-bacia. De acordo com Poff *et al.* (2006), o arranjo espacial das bacias estrutura a distribuição das espécies ao longo do rio de tal forma que bacias vizinhas (ou no nosso caso subporções) por serem

especialmente próximas, são mais similares ambientalmente. O tamanho dos transectos variou de acordo com o a extensão de cada sub-bacia e assim foram formados onze subporções de riachos agrupados ao longo da Bacia do Rio Ivinhema. Para cada subporção de riachos, foi estimada uma altitude média dos subtrechos de riachos analisados conforme segue: Santa Maria (453 m); Alto (571 m), Médio (384 m) e Baixo (330 m) Dourados; Alto (451 m), Médio (316 m) e Baixo (338 m) Brilhante; Alto (369 m) e Baixo (300 m) Vacaria; Alto (283 m) e Baixo (290 m) Ivinhema (Fig. 1).

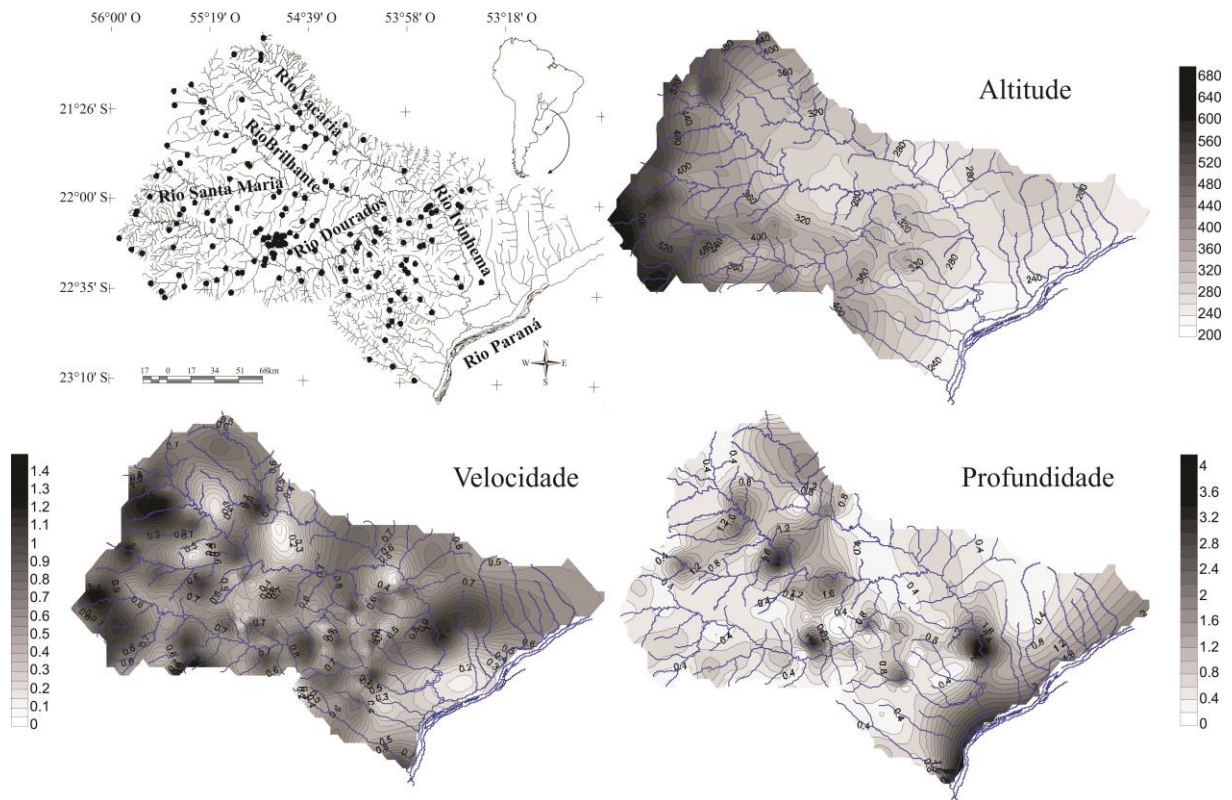


Figura 1. Localização dos riachos amostrados ao longo das subporções da Bacia do Rio Ivinhema, Alto Rio Paraná e interpolação dos dados de características físicas do habitat (altitude, profundidade e velocidade da água).

Dados filogenéticos

Para as espécies de peixes amostradas neste trabalho, foi construída uma árvore filogenética baseada na filogenia de peixes ósseos publicada recentemente por Betancur-R *et al.* (2013). Para definir a melhor relação possível entre as espécies, outros trabalhos de grupos específicos foram adicionados na topologia da árvore, entre eles para as ordens Characiformes (Santos 2007; Oliveira *et al.*, 2011; Nakatani *et al.*, 2011), Siluriformes (Armbruster, 2004; Nakatani *et al.*, 2011; Sullivan, Muriel-Cunha & Lundberg, 2013), Gymnotiformes (Lavoué *et*

al., 2012), Cyprinodontiformes (Hertwig, 2008), Synbranchiformes e Perciformes (Betancur-R *et al.*, 2013). As árvores de alguns destes trabalhos foram baixadas do TreeBASE (<http://www.treebase.org>), um site repositório de informação filogenética com diversos formatos de árvores. Para algumas espécies cuja filogenia não foi encontrada, estas foram inseridas ou substituídas por espécies do mesmo gênero e para grupos com resolução ainda não bem definida, algumas espécies foram inseridas em nível de família ou gênero, originando assim algumas politomias. Não foi possível resolver algumas destas politomias em função do desconhecimento e da indisponibilidade de dados publicados de sequenciamento molecular pra algumas espécies aqui registradas.

A topologia da árvore filogenética foi construída utilizando o pacote “picante” (Kembel *et al.*, 2010) no programa R (R Development Core Team, 2013). A árvore foi datada em milhões de anos para todas as ordens e para alguns grupos cuja idade era conhecida. Para os grupos com idade desconhecida, os comprimentos dos ramos da árvore foram estimados espaçando estes nós não datados uniformemente entre os nós datados através do algoritmo BLADJ (*Branch Length Adjustment*) no programa Phylocom (Webb, Ackerly & Kembel, 2008). Desta forma, foi possível estabelecer as distâncias em milhões de anos para todas as 107 espécies amostradas em 173 trechos de riachos ao longo da Bacia do Rio Ivinhema (Apêndice A1).

Dados funcionais

Medidas morfológicas lineares e áreas relacionadas ao tronco, nadadeiras, cabeça, olhos e boca foram mensuradas sempre do lado esquerdo dos indivíduos com base em informações dos trabalhos de Gatz Jr. (1979), Winemiller (1991) e Oliveira (2005). Medidas lineares foram retiradas com auxílio de paquímetro digital (com aproximação em mm) e as áreas foram estimadas através de fotos calibradas em mm² com auxílio do programa de morfometria ImageJ (Abramoff *et al.*, 2004).

Foram medidos entre três e cinco dos maiores indivíduos coletados para cada espécie a fim de evitar a interferência da variação ontogenética no valor médio destas características. Espécies que foram representadas com um único indivíduo tiveram suas medidas complementadas com peixes depositados na Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. No intuito de evitar a interferência do tamanho do indivíduo nas dimensões corporais, as medidas morfométricas foram convertidas em índices, anulando, desta forma, o domínio de uma característica sobre as outras nas análises

(Winemiller, 1991). Além disso, expressar as estruturas morfológicas em índices é uma boa alternativa de revelar os papéis ecológicos desempenhados por estas estruturas (Oliveira, 2005). Assim, ao expressar a ecologia das espécies com base na morfometria do corpo, no presente trabalho, optou-se por representar as características funcionais das espécies de peixes utilizando os índices ecomorfológicos. Algumas características como comprimento total máximo e nível trófico das espécies foram retiradas da base de dados do FishBase (Froese & Pauly, 2013) (Tabela 1).

Tabela 1. Características funcionais e suas metodologias de mensuração utilizadas para as comunidades de peixes de riachos na Bacia do Rio Ivinhema. A categoria e a definição da característica foram feitas de acordo com Gatz Jr. (1979), Winemiller (1991) e Oliveira (2005).

Característica Funcional/ Índice ecomorfológico	Definição da característica/ Índice ecomorfológico	Categoria Funcional
Comprimento total máximo (Cmax) ^{1,2}	Comprimento total máximo conhecido para a espécie ou medida do maior indivíduo coletado. Medida entre a parte anterior da cabeça ao término da nadadeira caudal.	Uso do habitat, história de vida, alimentação.
Área relativa do olho (ARO) ¹	Razão entre a distância horizontal das margens do olho e o Cmax ao quadrado. Altos valores associados a espécies com maior capacidade visual, detecção de alimento (Pankhurst, 1989) e que habitam áreas mais elevadas na coluna d'água (Gatz Jr., 1979).	Alimentação, uso do habitat.
Posição vertical do olho (PVO) ¹	Razão entre distância vertical do centro da pupila e altura da cabeça na linha do olho. Associado a posição de forrageamento na coluna d'água. Altos valores, peixes bentônicos (olhos dorsais); baixos valores, peixes nectônicos (olhos laterais) (Gatz Jr., 1979).	Uso do habitat.
Altura relativa (AIR) ¹	Razão entre a distância vertical máxima dorso/ventre e Cmax. Inversamente relacionado à velocidade da água e diretamente relacionado à capacidade de realizar movimentos ascendentes e descendentes (Gatz Jr., 1979; Winemiller, 1991).	Locomoção, uso do habitat.
Razão-aspecto nadadeira caudal (RACau) ¹	Razão entre a distância vertical máxima da nadadeira caudal estendida ao quadrado e área da nadadeira caudal delimitada pelo seu contorno externo. Altos valores indicam nadadeiras com tendência a bifurcação e redução de área, bons nadadores para natação contínua (Gatz Jr., 1979; Breda, Oliveira & Goulart, 2005).	Locomoção.

Tabela 1. Continuação...

Característica Funcional/ Índice ecomorfológico	Definição da característica/ Índice ecomorfológico	Categoria Funcional
CRPed	Razão entre a distância da margem posterior proximal da nadadeira anal à margem da nadadeira caudal e Cmax. Pedúnculos caudais grandes indicam peixes adaptados a local com rápido fluxo d'água, em função da necessidade de arranques em curto deslocamento (Oliveira, 2005).	Locomoção.
LRBo	Razão entre a maior distância horizontal da abertura bucal e largura máxima do corpo. Altos valores indicam peixes que se alimentam de presas maiores (Gatz Jr., 1979).	Alimentação.
Nível trófico (NT) ²	Posição da espécie na teia alimentar, estimada como 1 + média do nível trófico dos itens alimentares, ponderado pela contribuição de diferentes itens alimentares.	Alimentação.

¹ Características medidas no presente trabalho; ² Características consultadas na base FishBase (Froese & Pauly, 2013).

Estrutura filogenética e funcional das comunidades

Testar as hipóteses de convergência ou conservadorismo das características funcionais é de suma importância e necessita de análises filogenéticas (Losos, 2008). Para tanto, foram realizadas correlações entre as matrizes de dissimilaridade das características e a matriz de distâncias filogenéticas entre as espécies (Cavender-Bares *et al.*, 2004). As matrizes de dissimilaridades foram estabelecidas com base na soma dos ramos de um dendrograma de dissimilaridade (distância Euclidiana) das características das espécies e a distância filogenética foi estimada como a soma dos comprimentos de todos os ramos existentes entre duas espécies na árvore filogenética.

As correlações entre as matrizes foram testadas através do teste de Mantel e tiveram suas significâncias estimadas a partir da distribuição dos coeficientes de correlação gerados por 999 aleatorizações das distâncias filogenéticas. As correlações podem ser positivas ou negativas; o conservadorismo de traços é indicado por uma correlação positiva em relação ao modelo nulo e a convergência de traços por uma correlação negativa. Em outras palavras: dissimilaridades menores nas características (espécies mais similares) associadas com distâncias filogenéticas menores (espécies mais aparentadas) indicam conservadorismo; dissimilaridades menores nas características das espécies associadas com distâncias filogenéticas maiores (espécies menos aparentadas) indicam convergência. Estas análises foram realizadas com o pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2013) no programa R (R Development Core Team, 2013).

Para testar se há restrições impostas pelos filtros ambientais à estrutura filogenética das comunidades de peixes de riachos da Bacia do Rio Ivinhema, foi estimada a distância média do táxon mais próximo (MNTD, *mean nearest taxon distance*; Webb, 2000). MNTD quantifica a distância filogenética entre cada espécie e sua vizinha mais próxima na árvore filogenética com a qual elas coocorrem na comunidade local, sendo, portanto, uma métrica terminal de relações de espécies filogenéticas coocorrentes, por capturar as menores distâncias filogenéticas entre as espécies (Webb, 2000).

A estrutura funcional das comunidades pode ser avaliada pela distância média funcional do táxon mais próximo (MNF, *the mean nearest functional distance*), calculada de maneira análoga à MNTD, mas substituindo a árvore filogenética pelo dendrograma funcional, pois qualquer índice aplicado a uma árvore filogenética também pode ser aplicado

a um dendrograma funcional baseado nas características das espécies (Pavoine & Bonsall 2011). A MNFD quantifica a distância funcional entre cada espécie e sua vizinha mais próxima com a qual elas coocorem na comunidade local (Cianciaruso *et al.*, 2012).

Para a construção do dendrograma funcional foram utilizadas somente características contínuas e por isso a medida de distância utilizada foi a distância Euclidiana e o método de agrupamento UPGMA. Para o dendrograma funcional de todas as características juntas, foi utilizada a média de cada característica por espécie. As características tiveram suas escalas padronizadas à média zero e variância um, para que todas as características tenham o mesmo peso na formação do dendrograma. Também foram construídos dendrogramas funcionais separados para cada característica para as diferentes estratégias ecológicas das espécies de peixes quanto ao uso do habitat, história de vida, locomoção e alimentação.

Análises

Considerando que as amostragens ocorreram em duas estações do ano e que o esforço amostral não foi padronizado, dadas as características e a variação no tamanho de cada riacho, nas análises deste trabalho, optou-se por utilizar dados de presença-ausência que é esperado permanecer relativamente constante ao longo do período amostrado.

A fim de testar se as espécies coocorrentes são mais ou menos relacionadas e/ou similares em suas características do que o esperado ao acaso, modelos nulos foram gerados e comparados em termos filogenéticos e funcionais. Para isso foram comparados os valores observados de cada uma das métricas para cada comunidade nas diferentes subporções de riachos da bacia com o valor médio correspondente aos de 999 aleatorizações de comunidades nulas. As comunidades nulas foram geradas aleatorizando as relações filogenéticas ou funcionais entre as espécies. Isto consiste em uma reorganização das espécies entre as extremidades da árvore filogenética ou do dendrograma funcional, mantendo assim, a estrutura e o comprimento dos braços da árvore ou do dendrograma inalterados. Assumimos também que todas as espécies do banco regional são capazes de colonizar qualquer riacho em qualquer subporção da bacia. O banco regional de espécies foi definido como todas as espécies registradas na bacia. Para ambas as métricas (MNTD e MNFD) foram calculados os efeitos do tamanho padronizado como sendo:

$$\text{Tamanho do efeito padronizado} = -(\text{métrica.obs} - \text{métrica.rand}) / \text{métrica.rand.sd}$$

onde *métrica.obs* é o valor correspondente de MNTD ou MNFD das comunidades, *métrica.rand* é o valor médio da métrica para as comunidades aleatorizadas e *métrica.rand.sd* é o desvio padrão para os 999 valores aleatorizados para a respectiva métrica.

O tamanho do efeito padronizado para MNTD também é conhecido como índice do táxon mais próximo (NTI, *nearest taxon index*; Webb, 2000). Valores do tamanho do efeito padronizado maiores do que zero indicam agrupamento filogenético, enquanto valores menores do que zero indicam dispersão filogenética (Webb *et al.*, 2002). Da mesma forma valores do tamanho do efeito padronizado de MNFD maiores ou menores do que zero podem indicar agrupamento ou dispersão funcional, respectivamente (Gurevitch *et al.*, 1992; Gómez *et al.*, 2010; Cianciaruso *et al.*, 2012). Para facilitar o entendimento destas duas métricas, neste trabalho o tamanho do efeito padronizado para MNTD e MNFD será tratado, respectivamente, como Índice do Táxon mais Próximo Filogenético (NTI-P) e Índice do Táxon mais Próximo Funcional (NTI-F). Um teste t simples foi usado para verificar se os efeitos padronizados foram significativamente diferentes do esperado ao acaso (média = 0). Para verificar a influência do gradiente altitudinal na estrutura funcional e filogenética, regressões lineares simples foram feitas entre os valores médios da altitude dos riachos em cada subporção e os valores do NTI-P e NTI-F. As métricas e as randomizações foram estimadas através da função ‘ses.mntd’ do pacote ‘picante’ (Kembel *et al.*, 2010) no programa R (R Development Core Team, 2013).

Para testar a influência dos filtros ambientais sobre os valores do tamanho de NTI-P e NTI-F estimados para cada trecho de riacho, foi utilizada uma análise de árvore de regressão, onde NTI-P e NTI-F foram usados como variáveis respostas e os filtros ambientais como variáveis explanatórias. Imaginando que as variáveis podem ter sentidos de seleção diferentes entre si, optou-se pela árvore de regressão por ser um método não paramétrico de particionamento da variável resposta que busca dividir os grupos mutuamente exclusivos e tende a aumentar a homogeneidade de cada grupo resultante; é de fácil interpretação e o método independe da forma que a variável explanatória atua sobre a variável resposta (linear, exponencial, logística, entre outras) (De’Ath & Fabricius, 2000).

Para descrever a variação dos descritores de habitat (altitude, profundidade e velocidade) foi realizada uma Análise dos Componentes Principais (PCA). As variáveis foram

padronizadas de forma que suas médias fossem iguais a zero e variâncias iguais a um. Os valores do tamanho do efeito padronizado de cada característica funcional com significância < 0,05 foram plotadas a posteriori à PCA por meio da função “envfit”, após 999 permutações e a obtenção de um valor de r^2 através do pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2013) no programa R (R Development Core Team, 2013).

Resultados

No total, foram amostradas 107 espécies em 173 unidades amostrais de riachos selecionados, com riqueza variando entre 2 a 53 espécies e riqueza entre subporções de 25 a 83 (Tabela 2).

Tabela 2. Onze subporções de riachos com suas altitudes médias e riqueza de espécies acumuladas.

Subporção	Altitude média dos riachos	riqueza
Santa Maria	453,7	35
Alto Dourados	571,7	25
Médio Dourados	384,5	50
Baixo Dourados	330,9	36
Alto Brilhante	451,3	35
Médio Brilhante	316,2	43
Baixo Brilhante	338,7	55
Alto Vacaria	369,8	38
Baixo Vacaria	300,8	39
Alto Ivinhema	283,7	74
Baixo Ivinhema	290,6	83

Avaliação das características evolutivas

Padrões significativos de conservadorismo de traços foram encontrados para a maioria das características funcionais: área relativa do olho, comprimento total máximo, razão-aspecto nadadeira caudal, posição vertical do olho, altura relativa, comprimento relativo do pedúnculo (Tabela 3). Correlações positivas destes traços com a distância filogenética demonstram que espécies mais intimamente relacionadas são mais similares (Tabela 3). Nível trófico e largura relativa da boca não apresentaram nenhuma relação com as distâncias filogenéticas (Tabela 3). Não foi encontrada nenhuma correlação negativa significativa, desta forma, não foi

detectada convergência filogenética das características utilizadas para as comunidades de peixes de riachos da Bacia do Rio Ivinhema (Tabela 3).

Tabela 3. Testes de Mantel para verificar a relação entre as distâncias filogenéticas e a evolução das características funcionais das espécies de peixes de riachos na Bacia do Rio Ivinhema. (LRBo = largura relativa da boca; PVO = posição vertical do olho; ARO = altura relativa do olho; CRPed = comprimento relativo do pedúnculo; RACau = razão-aspecto caudal; AlR = altura relativa do corpo; CTmax = comprimento total máximo; NT = nível trófico; r = correlação; p = nível de significância após 999 randomizações).

Característica	r	p	Característica	r	p
ARO	0,11	0,001	PVO	0,12	0,004
Cmax	0,09	0,05	AlR	0,22	0,001
NT	-0,02	0,74	LRBo	0,02	0,11
RACau	0,24	0,001	CRPEd	0,12	0,01

Estrutura filogenética das comunidades

Todas as subporções ao longo da Bacia do Rio Ivinhema apresentaram estrutura filogenética agrupada, ou seja, as espécies coocorrentes nas subporções são mais próximas filogeneticamente do que o esperado ao acaso (Fig. 3). Através da regressão linear, foi detectada influência significativa positiva da altitude sobre o NTI-P, ou seja, a agregação filogenética tende a ser maior nas subporções de maiores altitudes ($r^2=0,42$; $F_{(1,9)}=6,716$; $p=0,02$).

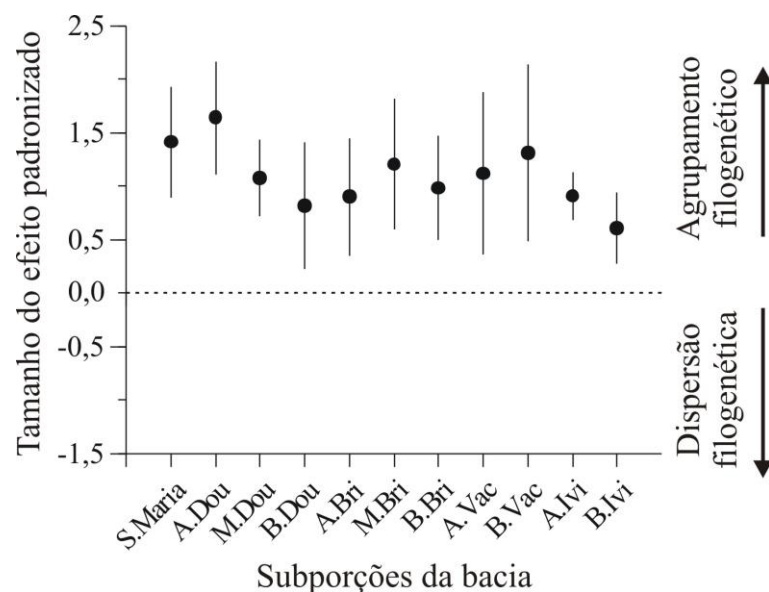


Fig. 3. Índice do Taxon mais Próximo - Filogenético (NTI-P) entre as subporções de riachos na Bacia do Rio Ivinhema e seus respectivos intervalos de confiança (95%). Símbolos preenchidos indicam valores significativamente diferentes de zero.

Estrutura funcional das comunidades

As espécies coocorrentes foram mais similares em suas características funcionais do que o esperado ao acaso, ou seja, as espécies foram funcionalmente agrupadas em todas as subporções da bacia (Fig. 4). Através da regressão linear, também foi detectada influência significativa positiva da altitude sobre o NTI-F, logo, a agregação funcional tende a ser maior nas subporções de maiores altitudes ($r^2=0,38$; $F_{(1,9)}=5,669$; $P=0,03$).

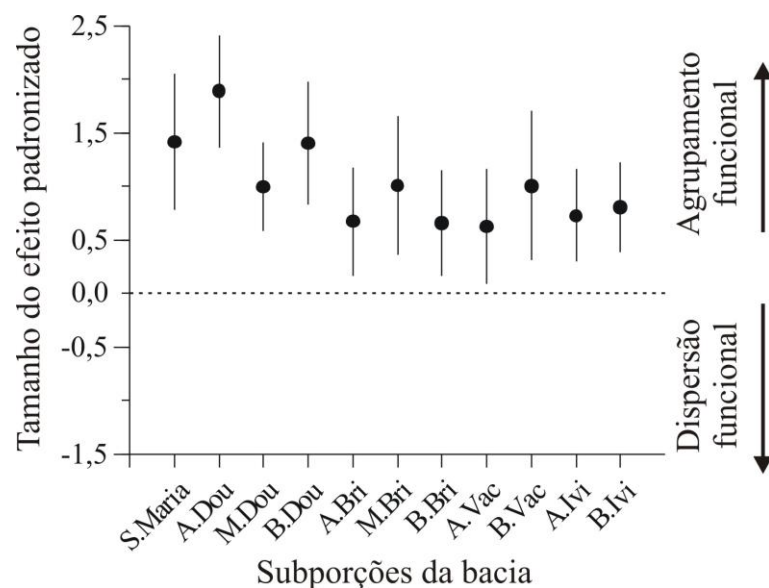


Fig. 4. Índice do Táxon mais Próximo - Funcional (NTI-F) entre as subporções de riachos na Bacia do Rio Ivinhema e seus respectivos intervalos de confiança (95%). Símbolos preenchidos indicam valores significativamente diferentes de zero.

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 77,7% da variação dos dados de estrutura física do habitat, sendo que o primeiro eixo contribuiu com 47,4% da variação explicada pela altitude (autovetor = 0,66). O segundo eixo contribuiu com 30,3% da variação e representou velocidade e profundidade (autovetores = 0,79 e 0,60, respectivamente) (Fig. 5). Para as características, separadamente, os valores do tamanho do efeito padronizado considerados como significativos na montagem das comunidades de peixes de riachos foram RACau que esteve fortemente associado à altitude e CRPed e níveis tróficos que estiveram fortemente associados a riachos de maiores velocidades e de altitudes elevadas (Tabela 4 e Fig. 5).

Tabela 4. Significância do NTI-F das características funcionais em relação aos eixos de ordenação produzidos pela Análise dos Componentes Principais (PCA) considerando as características físicas do habitat dos riachos na Bacia do Rio Ivinhema. * = significante a 0,05.

NTI-F das Características funcionais	Eixo 1	Eixo 2	r ²	P
AIR	0,156	0,987	0,017	0,21
LRBo	0,947	-0,318	0,013	0,30
AO	-0,994	0,101	0,007	0,53
Lmax	0,964	0,262	0,011	0,37
Nível trófico	0,959	0,281	0,058	0,007*
RACau	0,821	-0,569	0,040	0,03*
PVO	-0,994	0,107	0,038	0,07
CRPed	0,487	0,852	0,040	0,03*

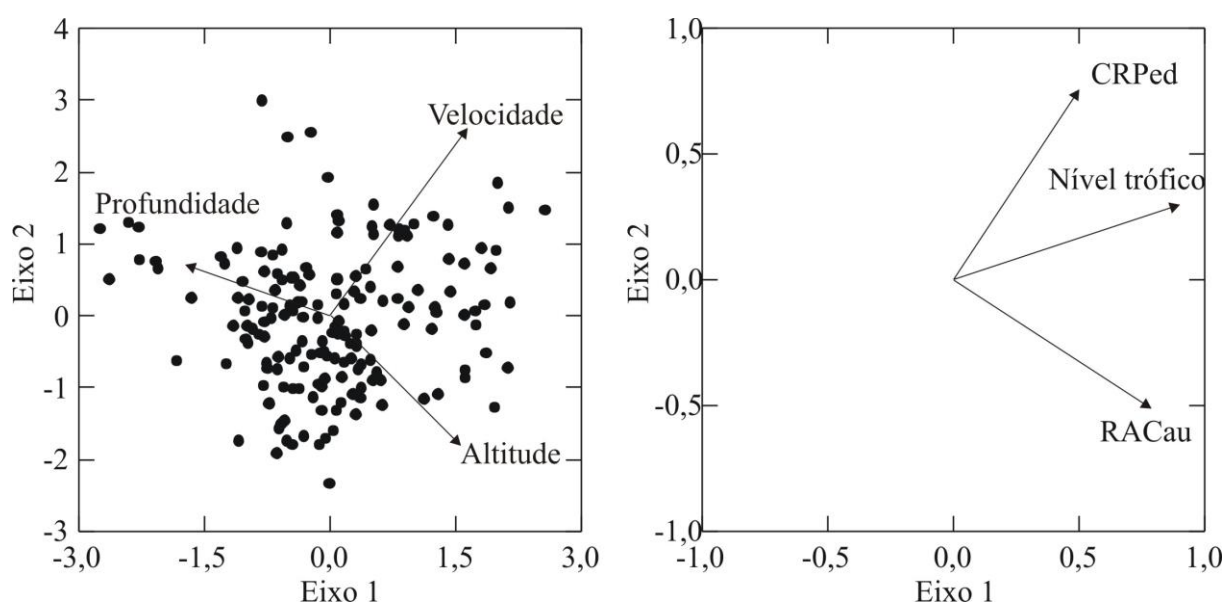


Fig. 5. Ordenação dos riachos (PCA) através das características físicas dos habitat e valores do tamanho do efeito padronizado das características funcionais ($p > 0,05$) indicando o sentido que a característica é agrupada nos riachos da Bacia do Rio Ivinhema.

Através da árvore de regressão foi possível identificar que profundidade foi o principal preditor para NTI-P, seguido de altitude e velocidade. Para NTI-F, o principal preditor foi velocidade, seguido de altitude e profundidade. Os resultados demonstraram que 54% da

variação em NTI-P e 50% da variação em NTI-F foram explicadas pelas variáveis selecionadas. Assim riachos com profundidade menor do que 1,2 m e com altitude maior do que 530 m apresentaram maiores valores de agregação filogenética (1,09 e 2,09; respectivamente). Os menores valores foram encontrados quando a velocidade foi menor do que 0,65 m/s (0,74) (Fig. 6). Para NTI-F, verificou-se que riachos com velocidade maior que 0,80 m/s e altitude igual ou superior a 541 m foram encontrados os maiores valores de agregação funcional (1,42 e 2,4, respectivamente). Por outro lado, com profundidade maior que 0,9 m e com velocidade inferior a 0,48 m/s, foram registrados os menores valores de agregação funcional (0,84 e 0,49; respectivamente) (Fig. 6).

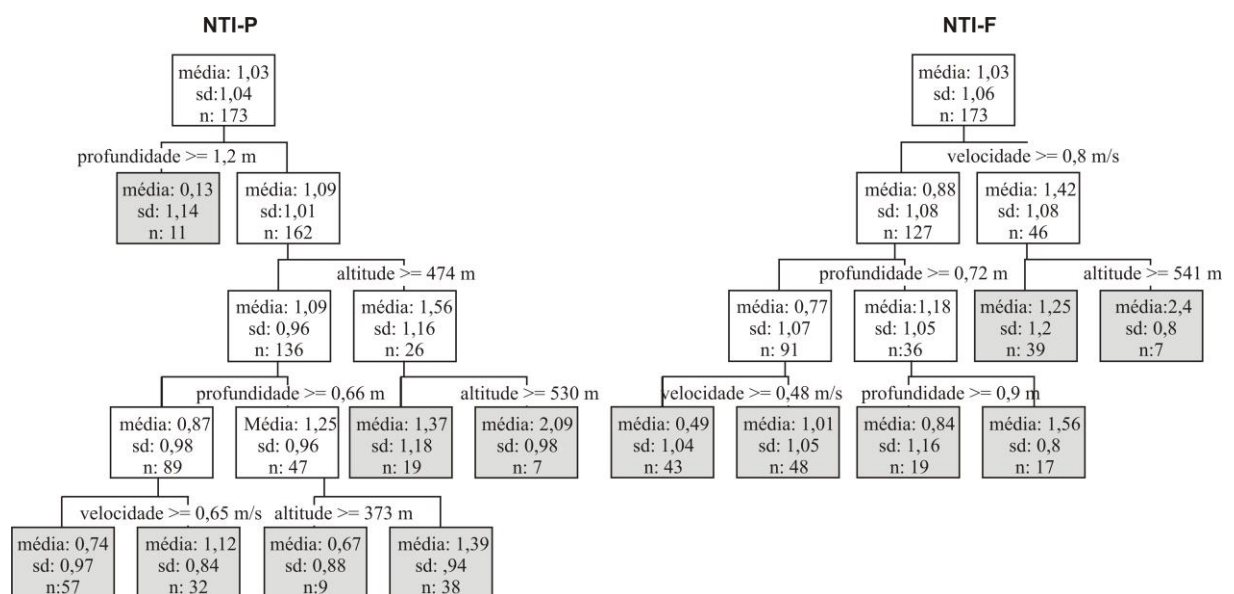


Fig. 6. Árvores de regressão das características físicas do habitat sobre os índices do táxon mais próximo filogenético (NTI-P) e funcional (NTI-F) para as comunidades de peixes de riachos na Bacia do Rio Ivinhema.

Discussão

Avaliação das características evolutivas

Padrões importantes encontrados nas relações entre as características funcionais e a distância filogenética das espécies de peixes de riachos na bacia demonstram que a maioria das características avaliadas é evolutivamente conservada. Isto evidencia que estas características são evolutivamente restringidas no conjunto de espécies e que a combinação

destas características pode estar fortemente associada a espécies intimamente relacionadas (Poff *et al.*, 2006). O fato da maioria das características funcionais mensuradas neste trabalho apresentarem sinais filogenéticos pode ser um indicativo de filtros ambientais estarem atuando na montagem das comunidades de espécies relacionadas, causando o agrupamento filogenético (Webb *et al.*, 2002).

Os índices ecológicos funcionais utilizados neste trabalho são baseados principalmente na morfometria de características das espécies, das quais muitas são utilizadas na taxonomia para diferenciá-las, tais como altura, comprimento do corpo, altura da cabeça, tamanho do olho, comprimento do pedúnculo caudal. Isto demonstra que estas características transformadas em índices ecológicos, além de serem úteis para a verificação do desempenho das funções das espécies (Winemiller, 1991), fornecem informações no que tange à distinguibilidade dos táxons e capturam bem a diferenciação das espécies ao longo de suas filogenias, fato confirmado pela maior similaridade destas características em espécies mais intimamente relacionadas.

Nível trófico (NT) e largura relativa da boca (LRBo) foram as únicas características que não tiveram relação com as distâncias filogenéticas. De acordo com Webb *et al.* (2002), características intrínsecas são aquelas que são acessadas diretamente do indivíduo quando removido de seu ambiente, enquanto características extrínsecas são aquelas dependentes do ambiente biótico e abiótico para serem consideradas (ex: velocidade de natação, preferência por presas). Sendo assim, NT e mesmo LRBo, apesar de serem medidas morfométricas, são características que podem ser consideradas extrínsecas. O NT é um valor baseado na variedade e quantidade de itens alimentares e, além de depender de um comportamento alimentar que pode ser variável dentro da própria espécie, dependente muito do que o ambiente oferece devido à variabilidade hidrológica que influencia na quantidade e na composição dos itens alimentares disponibilizados (Lowe-McConnell, 1999; Wootton, 1999). A LRBo é uma característica que talvez não seja evidenciada ao longo das linhagens evolutivas, visto que peixes são conhecidos por terem uma excelente capacidade adaptativa alimentar como resultado de comportamentos elaborados aliados a um aparato alimentar que pode apresentar morfotipos tróficos diferentes entre indivíduos da mesma espécie (Abelha, Agostinho & Goulart, 2001). Além disso, algumas características ecológicas relevantes tendem a ser mais instáveis em nível de espécies, pois são estas características que permitem as espécies modificarem hábitos diante das mais diversas fontes ambientais disponíveis

(Cavender-Bares *et al.*, 2009) e, em geral, características comportamentais tendem a ser evolutivamente mais instáveis (Blomberg, Garland Jr. & Ives, 2003; Poff *et al.* 2006).

Estrutura filogenética e funcional das comunidades

O registro de sinais filogenéticos nas características funcionais é o principal passo para se conduzir análises que testam regras filogenéticas e montagem em comunidades (Kraft *et al.*, 2007; Cavender-Bares *et al.*, 2009) e assim, os resultados sobre a maioria dos traços serem conservados possibilitam algumas considerações sobre os padrões filogenéticos encontrados. Os sinais conservados ao longo da evolução e o agrupamento filogenético ao longo das subporções da bacia são indícios de que espécies mais aparentadas sejam selecionadas a coocorrerem nos riachos devido às suas similaridades ecológicas. O processo de filtragem ambiental é interpretado como uma força de agregação quando as características são conservadas e espécies mais aparentadas partilham afinidades semelhantes, resultando em uma coocorrência de espécie mais aparentadas maior do que o esperado ao acaso (Webb, 2000; Cavender-Bares, Keen & Miles, 2006; Cavender-Bares *et al.*, 2009).

Todas as subporções de riachos foram compostas por espécies mais relacionadas e semelhantes entre si do que o esperado ao acaso (agrupamento filogenético e funcional). Contudo, é possível perceber uma diminuição significativa na intensidade do agrupamento filogenético e funcional entre as subporções mais altas (Santa Maria e Alto Dourados) para as mais baixas da bacia (Alto e Baixo Ivinhema) que demonstra uma tendência de espécies menos aparentadas e menos similares coocorerem nas porções mais baixas da bacia. Verificou-se que nem todas as espécies registradas na bacia foram encontradas nas partes mais altas e que há um incremento significativo da riqueza de espécies no gradiente montante-jusante (Capítulo 1). Acreditamos que este incremento na riqueza seja devido à proximidade destes ambientes a uma provável fonte de colonização que é a planície do Rio Paraná ou até mesmo devido a uma atenuação nas forças seletivas ambientais que permitem uma ocorrência de mais espécies. Isto pode ser um fator influente, pois com o acréscimo de espécies nestas porções, maiores são as chances de espécies menos relacionadas e mais dissimilares serem acrescentadas, diminuindo, portanto a intensidade do agrupamento filogenético e funcional nestas subporções.

Por outro lado, nas subporções mais altas o agrupamento filogenético e funcional mais intenso corrobora as afirmações de que funções ecológicas semelhantes estejam sendo filtradas pelas condições ambientais impostas pelos riachos, agrupando espécies funcionalmente semelhantes e filogeneticamente relacionadas. Tal fato pode ser interpretado como um resultado de características semelhantes partilhadas por estas espécies mais relacionadas e que não só permitem às mesmas coexistirem nestes ambientes com fatores ambientais semelhantes (Webb, 2000), mas devem ser necessárias para permitir a colonização e a manutenção de populações viáveis sob as condições mais restritivas de riachos de cabeceira.

Ao olhar para os NTI-Fs das características individualmente, através da PCA, verificou-se que algumas são significativamente mais agrupadas (razão-aspecto da nadadeira caudal - RACau, comprimento relativo do pedúnculo - CRPed e Nível Trófico) por condições de habitat específicas. Altos valores de RACau indicam espécies com capacidade natatória contínua, devido a tendência à bifurcação e redução da área (Breda *et al.*, 2005). Altos valores de CRPed indicam espécies adaptadas a locais com elevado fluxo e com boa capacidade natatória (Watson & Balon, 1984). Ambas as características refletem a eficiência natatória das espécies, desta forma sugere-se que a maior similaridade das espécies para RACau em riachos de maiores altitudes seja um resultado de uma performance similar destes grupos de espécies como resultado da superação de obstáculos, enquanto CRPed em riachos com correntezas maiores seja um reflexo das exigências locais onde espécies mais similares em relação a esta característica são beneficiadas em ambientes com elevada correnteza.

Regiões mais próximas às cabeceiras, quando comparadas com as de planície, apresentam complexidade estrutural e produtividade do ecossistema menor, dependendo muito do aporte de recursos oriundos das áreas adjacentes aos corpos d'água (Vannote *et al.*, 1980). Sendo assim, a menor disponibilidade de recursos nos riachos de maior altitude e maior velocidade provavelmente influenciou na ocorrência de espécies mais similares em relação ao nível trófico devido à restrição de recursos e à variabilidade que estas áreas apresentam.

Influência dos filtros ambientais sobre os Índices do Taxon mais Próximo (NTI-P e NTI-F)

Através das árvores de regressão verificou-se que as combinações de diferentes forças ambientais atuam de forma diferenciada sobre os Índices do Taxon mais Próximo Filogenético e Funcional. Riachos em altitudes elevadas, com maior velocidade da água e menor profundidade tendem a abrigar espécies que são mais relacionadas e mais similares entre si, enquanto que em riachos mais profundos, de altitudes menores e com velocidade reduzida, tendem a diminuir a força de agregação de ambos os índices.

A ocorrência das espécies em um determinado local dependerá do banco de táxons ou de características que permitem às espécies colonizar e sobreviver naquele regime abiótico definido; e assim, as espécies coocorrentes serão provavelmente mais similares e, se estas características forem mantidas ao longo das linhagens evolutivas, mais relacionadas (Webb *et al.*, 2002). Esta teoria aliada ao quadro conceitual da similaridade limitante, que determina que a coocorrência de espécies só seja possível sem a sobreposição de nicho (MacArthur & Levins, 1967), nos conduziu a hipótese de que nas subporções de riachos mais baixas da bacia seria registrada uma dispersão funcional e filogenética. Fosse pelas condições ambientais mais amenas que os riachos de planície possuem ou mesmo pela proximidade com o Rio Paraná que atuaria como provável fonte de colonização proporcionando uma maior riqueza e consequentemente uma maior competição por recursos, contudo esta última suposição não pode ser confirmada pelo presente trabalho. A despeito disso, algumas possibilidades podem ser elencadas. A Bacia do Rio Ivinhema, mesmo com toda a sua diversidade de variáveis ambientais, pode representar apenas uma parte do gradiente ecológico imaginado, principalmente por que o gradiente possivelmente continue rio abaixo, porém adentrando na planície do Alto Rio Paraná. Isto é corroborado pelos resultados das análises de regressão que demonstraram significativa redução nos valores de agregação filogenética e funcional ao longo do gradiente montante-jusante, sugerindo que os filtros sejam mais fracos nestas regiões, porém com forças ainda suficientes para impedirem a dispersão funcional e a dispersão filogenética.

As escalas espaciais analisadas também influenciam para detectar os processos ecológicos prevalentes (filtragem ambiental/competição) na estruturação das comunidades (Webb *et al.*, 2002; Gomez *et al.*, 2010). Para comunidades de peixes de riachos, há uma hierarquia de multiescalas que atuam com diferentes intensidades seletivas sobre as

características das espécies (Poff, 1997). Cavender-Bares *et al.* (2009) sugerem que a filtragem ambiental predomine em escalas maiores enquanto a competição em escalas menores e que as comunidades mudariam de uma composição regional filogenética agrupada para uma composição local filogeneticamente dispersa. Assim em escalas maiores há um agrupamento filogenético devido à maior área geográfica e a uma diminuição na intensidade da exclusão competitiva com um aumento na disponibilidade de nichos (Swenson *et al.*, 2007).

Embora não tenha sido analisada a estrutura das comunidades em diferentes escalas, o agrupamento em subporções de riachos pode ser considerado uma escala pequena e que desta forma poderia ser mais eficiente para detectar algum tipo de interação competitiva. Contudo, dos 173 trechos de riachos analisados neste trabalho, a dispersão filogenética foi perceptível somente em 30 riachos e a dispersão funcional em 33, sugerindo, desta forma, que prováveis processos de exclusão ocorram em escala muito reduzida em nível de comunidade local ou de microhabitat.

Nossos resultados estão de acordo com outros trabalhos que têm demonstrado que as comunidades de peixes de água doce apresentam fracas interações entre as espécies principalmente em ambientes lóticos como riachos (Grossman *et al.*, 1998; Jackson, Peres-Neto & Olden, 2001) sendo até declaradas como comunidades não interagentes (Oberdorff *et al.*, 1998). Isto por que em ambientes tão variáveis como riachos, fatores abióticos e a capacidade de recolonização talvez sejam elementos estruturantes mais importantes do que as relações bióticas (Poff & Allan, 1995). Descartamos a possibilidade de não terem sido utilizadas características que realmente reflitam a competição, pois acreditamos que as características relacionadas ao uso do habitat e dieta são indicadores de interações diretas entre as espécies e que evidenciaríamos a competição caso estas comunidades fossem estruturadas por suas interações.

Através dos resultados da árvore de regressão constatou-se que os filtros de habitat atuam com forças seletivas em sentidos opostos, ou seja, os maiores valores de agregação são encontrados quando os riachos estão em uma altitude maior, com velocidade elevada e com profundidade reduzida. Em outras palavras, quando estas características são encontradas em conjunto em seus valores extremos, podemos dizer que estes riachos possuem uma maior exigência para a ocorrência das espécies. Logo, as espécies que coocorrem nestes ambientes tendem a ser mais parecidas funcionalmente devido às características similares que lhes

permitem coloniza-los. Isso resulta em valores mais altos de agregação funcional, e como estas características foram mantidas ao longo das linhagens evolutivas, as espécies mais similares funcionalmente são as espécies mais intimamente relacionadas resultando valores mais altos de agregação filogenética.

Por outro lado, os menores valores de agregação filogenética e funcional foram encontrados em riachos onde as condições físicas do habitat tendem a ser mais brandas em comparação a riachos localizados nas porções mais elevadas, ou seja, riachos de menores altitudes, com velocidades reduzidas e mais profundos. Estas condições mais brandas permitem que mais espécies colonizem estes riachos, provavelmente espécies com um menor grau de similaridade e de parentesco, porém não suficiente para gerar uma dispersão. Nas subporções do Alto e Baixo Ivinhema, ainda que tenhamos uma notável redução da altitude, os riachos continuam tendo as outras forças que funcionam como filtros de exigência elevadas (profundidade e velocidade) e por isso as condições de habitat que permitiram encontrar a dispersão foram baixas.

Assim, sabendo que a riqueza aumentou no sentido montante-jusante; que as populações de peixes podem ser estáveis em densidades abaixo do limite onde a competição se tornaria importante; e, que as adaptações das espécies de peixes a ambientes de riachos podem desempenhar um papel principal na ocupação do habitat (Peres-Neto, 2004), acreditamos que a segregação de espécies a micro-habitat com características ambientais específicas e variáveis entre os riachos das subporções aliada às condições muito instáveis dos riachos possibilite a coocorrência de espécies relacionadas e similares em alguns riachos específicos, mas não em outros. Comparativamente, ambientes de altitudes menores podem fornecer habitats mais heterogêneos, com maiores disponibilidades de recursos e serem ambientalmente mais estáveis (Rahel & Hubert, 1991; Townsend & Hildrew, 1994) resultando em uma maior especialização das espécies por determinadas características do habitat, porém com condições ambientais provavelmente ainda muito variáveis para permitir que as interações entre as espécies causem algum tipo de competição exclusiva. Isto manteria uma agregação funcional e filogenética acima do esperado ao acaso, mesmo nas subporções de menores altitudes, devido à exigência ambiental dos riachos.

Concluindo, a maioria das características funcionais analisadas foi conservada para as comunidades de peixes de riachos da bacia do rio Ivinhema, indicando que estas são provavelmente um resultado das forças seletivas ambientais semelhantes que as espécies de

peixes tenham enfrentado. As características físicas do habitat exercem uma força seletiva maior nas regiões de maiores altitudes resultando em agrupamentos funcionais e filogenéticos mais intensos nestas regiões. Nas regiões de menores altitudes, ainda que ocorra uma atenuação das exigências ambientais, estas podem ainda restringir a densidade de peixes, diminuindo o impacto da competição. Até por que nestas regiões uma maior diversificação do habitat e a disponibilidade de mais fontes de recursos explicariam um aumento na riqueza sem que ocorra necessariamente uma competição entre as espécies de peixes das comunidades de riachos.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao suporte financeiro da Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul (FUNDECT) e do Conselho Nacional de Tecnologia e Desenvolvimento Científico (CNPq). Ao apoio logístico nas atividades de campo e de laboratório de João P. da Silva, Karina K. Tondato, Alexandro C. Florentino, Luzia S. Lourenço, Patrícia L. Rondon, Aryadne S. Rocha, Fabiane S. Ferreira, Maiane J. Pereira, Viviane V. Azevedo, Gabriela S. V. Duarte, Marcelo M. de Souza, Mariane I. Santos, Lidiani Q. L. Ximenes, Paula S. Doreto, Ana P. Lemke. A Danilo M. Silva por ajuda nas análises e sugestões na escrita. Wagner Vicentin agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos de doutorado e Gabriel N. de Souza agradece ao CNPq pela bolsa de estudos de mestrado. Yzel R. Suárez agradece ao CNPq pela bolsa produtividade em pesquisa.

Referências

- Abramoff M.D., Magalhaes P.J. & Ram S.J. (2004) Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36-42.
- Abelha M.C.F., Agostinho A.A. & Goulart E. (2001) Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **23**, 425-434.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Minte-Vera C.V. & Winemiller K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná riverfloodplain. In: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. (Eds B. Gopal, W.J. Junk & J A. Davis), pp. 89-118. Backhuys Publishers, Leiden.

- Armbruster J.W. (2004) Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **141**, 1-80.
- Betancur-R R., Broughton R.E., Wiley E.O., Carpenter K., López A.J., Li C., Holcroft N.I., Arcila D., Sanciangco M., Cureton II J.C., Zhang F., Buser T., Campbell M.A., Ballesteros J.A., Roa-Varon A., Willis S., Borden W.C., Rowley T., Reneau P.C., Hough D.J., Lu G., Grande T., Arrati, G. & Ortí G. (2013) The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLOS Currents Tree of Life*, 1-45.
- Blomberg S.P., Garland Jr.T. & Ives A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717-745.
- Breda L., Oliveira E.F. & Goulart E. (2005) Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **27**, 371-381.
- Brooker R.W., Callaway R.M., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Pugnaire F.I., Valient-Banuet A., Whitham T.G. (2009) Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. *The American Naturalist*, **174**, 919-921, 2009.
- Cavender-Bares J., Ackerly D.D., Baum D.A. & Bazzaz F.A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, **163**, 823-843.
- Cavender-Bares J., Keen A. & Miles B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**, 109-122.
- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Cianciaruso M.V., Silva I.A., Batalha M.A., Gaston K.J. & Petchey, O.L. (2012) The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 205-216.
- De'ath G. & Fabricius K.E. (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, **81**, 3178-3192.
- Froese R. & Pauly D. (2013) Editors, FishBase: World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org).
- Gatz, Jr.A.J. (1979) Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, **21**, 91-124.

- Goldstein R.M. & Meador M.R. (2004) Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of American Fisheries Society*, **133**, 971-983.
- Gómez J.P., Bravo G.A., Brumfield R.T., Tello J.G. & Cadena C.D. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1181-1192.
- Grossman G.D., Ratajczak R.E., Crawford M. & Freeman F.C. (1998) Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs*, **68**, 395-420.
- Gurevitch J., Morrow K.L., Wallace A. & Walsh J. S. (1992) A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist*, **140**, 539-572.
- Hertweig S.T. (2008) Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei, Atherinomorpha): the contribution of cranial soft tissue characters. *Zoologica Scripta*, **37**, 141-174.
- Hoeinghaus D.J., Winemiller K.O. & Bimbaum J.S. (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, **34**, 324-338.
- Ibañez C., Belliard J., Hughes R.M., Irz P., Kamdem-Toham A., Lamouroux N., Tedesco P.A. & Oberdorff P. (2009) Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*, **32**, 658-670.
- Jackson D.A., Peres-Neto P.R. & Olden J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 157-170.
- Kraft N.J.B., Cornwell W.K., Webb C.O. & Ackerly D.D. (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist*, **170**, 271-283.
- Kembel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Cornwell W.K., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P. & Webb C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Lamouroux N., Capra H., Pouilly M. & Souchon I. (1999). Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology*, **42**, 673-687.
- 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.

- Lavoué S., Miya M., Arinegard M.E., Sullivan J.P., Hopkins C.D. & Nishida M. (2012) Comparable ages for the independent origins of electrogenesis in African and South American weakly electric fishes. *Plos one*, **7**, e36287.
- Losos J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995-1007.
- Lowe-McConnell, R.H. (1999) *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP, São Paulo.
- MacArthur R. & Levins R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.
- Mason N.W.H., Lanoiselée C., Mouillot D., Irz P. & Argillier C. (2007) Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, **153**, 441-452.
- Oberdorff T., Hugueny B., Compin A. & Belkessam, D. (1998) Non-interactive fish communities in the coastal streams of North-western France. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 472-484.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H. & Wagner H. (2013) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-8.
- Oliveira, E.F. 2005. *Padrões ecomorfológicos da assembléia de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil: efeitos das estruturas trófica, espacial e filogenética*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Oliveira C., Avelino G.S., Abe K.T., Mariguela T.C., Benine R.C., Ortí G., Vari R.P., Corrêa & Castro R.M. (2011) Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive in group sampling. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 275.
- Nakatani M., Miya M., Mabuchi K., Saitoh K. & Nishida M. (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeian origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 177.
- Pankhurst N.W. (1989) The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes*, **26**, 201-211.

- Pausas J.G. & Verdú M. (2008) Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology*, **89**, 2181-2186.
- Pavoine S. & Bonsall M. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **4**, 792-812.
- Pease A.A., González-Díaz A.A., Rodiles-Hernandez R. & Winemiller K.O. (2012) Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, **57**, 1060-1075.
- Peres-Neto P.R. (2004) Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, **140**, 352-360.
- Poff N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 391-409.
- Poff N.L. & Allan J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76**, 606-627.
- Poff N.L., Olden J.D., Vieira N.K.M., Finn D.S., Simmons M.P. & Kondratieff B.C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of North American Benthological Society*, **25**, 730-755.
- R Development Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rahel F.J. & Hubert W.A. (1991) Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain-Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**, 319-332.
- Santos, G.S.A. (2007) *Análise filogenética das espécies de Leporinus (Ostariophysi: Characiformes: Anostomidae) das bacias do Prata e São Francisco*. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista.
- Sternberg D. & Kennard M.J. (2013) Environmental, spatial and phylogenetic determinants of fish life-history traits and functional composition of Australian rivers. *Freshwater Biology*, **58**, 1767-1778.
- Sullivan J.P., Muriel-Cunha J. & Lundberg J.G. (2013) Phylogenetic relationships and molecular dating of the major groups of catfishes of the Neotropical superfamily

- Pimelodoidea (Teleostei, Siluriformes). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **162**, 89-110.
- Swenson N.G., Enquist B.J., Thompson J., Zimmerman J.K. (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, **88**, 1770-1780.
- Taylor C.M. & Warren Jr.M.L. (2001) Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology*, **82**, 2320-2330.
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.
- Vamosi S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**, 572-592.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **37**, 130-137.
- Watson D.J. & Balon E.K. (1984) Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, **25**, 371-384.
- Webb C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb C.O., Ackerly D.D. & Kembel S.W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098-2100.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A. & Donoghue M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Winemiller K.O. (1991) Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, **61**, 343-365.
- Winemiller K.O. & Rose K.A. (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes - implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2196-2218.
- Wootton, R.J. (1999) *Ecology of teleost fishes*. 2nd Ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- CAPÍTULO 3 -

Diversidade funcional e filogenética em comunidades de peixes de riachos ao longo dos gradientes ambientais da bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná

Texto formatado segundo as normas da revista *Functional Ecology*, exceto pelas figuras e tabelas inseridas no corpo do trabalho para facilitar a leitura.

Diversidade funcional e filogenética em comunidades de peixes de riachos ao longo dos gradientes ambientais da bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná

Título breve: Diversidade funcional e filogenética em peixes

Wagner Vicentin*¹; Danilo Muniz da Silva²&Yzel Rondon Suárez^{1,3}

¹Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Av. Costa e Silva, s/n, Campo Grande, MS, CEP: 79070-900, Brasil.

²Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Ambientais, Rod. Washington Luis, Km 235, São Carlos, SP, CP 676, CEP:13565-905, Brasil.

³Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Centro de Pesquisas em Biodiversidade, Rod. Dourados-Itahum, Km 12, Dourados, MS, CEP: 79804-970, Brasil.

* Autor para correspondência: wagnervicentin.bio@gmail.com

Resumo

A composição taxonômica das comunidades de peixes pode mudar ao longo do gradiente de uma bacia e, de alguma forma, espera-se que haja alguma alteração na diversidade filogenética (PD) e funcional (FD) destas comunidades. Modificações na estrutura dos habitats de riachos podem, de montante a jusante, se refletir em diferentes forças ambientais seletivas sobre as características funcionais e relações evolutivas das espécies. Desta forma, este trabalho teve como objetivo avaliar como PD e FD são influenciadas pelas variáveis ambientais, bem como entender os processos que configuram a diversidade das comunidades de peixes e suas características funcionais. Para isso, 173 trechos de riachos da bacia do rio Ivinhema tiveram sua PD e FD estimadas e avaliadas em função das características físicas do habitat através da técnica árvore de regressão. Características relacionadas à alimentação, locomoção, uso do habitat e estratégia reprodutiva de 107 espécies de peixes foram examinadas através de uma ordenação multivariada. A análise das características físicas do habitat demonstrou que nas porções inferiores da bacia os riachos tendem a ser mais profundos e com velocidade da água reduzida quando comparados aos riachos de altitudes elevadas. A riqueza de espécies, PD e FD aumentaram ao longo do gradiente fluvial, sugerindo, junto à análise das características físicas do habitat, que riachos localizados nas regiões mais baixas, por serem mais volumosos e com menor velocidade da água, suportam uma riqueza maior de espécies mais dissimilares e menos aparentadas entre si. A composição funcional das comunidades de peixes foi fortemente influenciada pelas características físicas do habitat e pela altitude, demonstrando que as respostas funcionais aos filtros ambientais foram determinantes na ocorrência das espécies e na composição das comunidades e isto provavelmente influencie nos valores de PD e FD observados nas diferentes condições ambientais examinadas.

Palavras-chave: características funcionais, ecomorfologia, filtros ambientais, gradiente fluvial, filogenia

Abstract

Taxonomic composition of fish communities may change along riverine gradient and, somehow, it is expected there is a change in the phylogenetic diversity (PD) and functional diversity (FD) in these communities. Modifications in habitat structure of streams may, from upstream to downstream, reflect in different environment selective forces on functional traits and evolutive relationships of species. In this way, this study aimed to evaluate how PD and FD are influenced by environment variables, as well as to understand the processes that shape the diversity in fish communities and their functional traits. For this, 173 stream stretches in Ivinhema river basin had their PD and FD estimated and evaluated in function of habitat physic characteristics by the technique of regression tree. Traits related to feeding, locomotion, habitat use and reproductive strategy of 107 fish species were examined by a multivariate ordination. The analyze of habitat physic characteristics demonstrated that in lower regions in the basin the streams tend to be deeper and to have a slower water when comparing to the streams in higher altitudes. Richness, PD and FD increased along riverine gradient, suggesting, with the analyse of habitat physic characteristics, that stream located in lower regions, being deeper and with slower water, harbor a greater richness of species more different and less related to each other. Functional composition of fish communities was strongly influenced by habitat physic characteristics and by the altitude, demonstrating that the functional answers to environment filtering were determinant to species occurrence and on communities' composition and this probably influences the values of PD and FD observed in different environmental examined conditions.

Key-words: functional traits, ecomorphology, environment filtering, riverine gradient, phylogeny

Introdução

Estudos que consideram apenas a riqueza de táxons como medida de diversidade não são os mais apropriados para entender processos ecossistêmicos e de estruturação das comunidades (Safi *et al.* 2011). Medidas de diversidade baseadas apenas na riqueza são pouco informativas e impróprias para medir mudanças estruturais e de funcionamento nas comunidades (Cianciaruso, Silva & Batalha 2009).

Tais medidas são inadequadas para a compreensão de muitos padrões ecológicos, pois são ineficientes em determinar o resultado da complexidade das interações biológicas e possuem um baixo poder explicativo (Tilman 2001). Além disso, elas comprometem o entendimento dos mecanismos ligados à dinâmica espacial e temporal da biodiversidade, pois não há ponderação sobre os papéis desempenhados pelas espécies no ambiente (Stevens *et al.* 2003). Por outro lado, medidas de diversidade que incorporam as características funcionais e as relações filogenéticas são mais interessantes por considerarem as relações das espécies com o meio ambiente, os processos evolutivos e as interações entre as espécies que influenciam na estrutura das comunidades (Faith 1992; Webb *et al.* 2002; Enquist *et al.* 2007). Assim, a diversidade funcional (FD, *functional diversity*) e a diversidade filogenética (PD, *phylogenetic diversity*) são métricas que surgiram como alternativas para representarem a diversidade e o funcionamento das comunidades (Faith 1992; Losos *et al.* 2003).

As abordagens funcionais e filogenéticas são complementares, explicando as relações das espécies com o ambiente e entre si. Por um lado, a diversidade funcional consiste em mensurar as características funcionais das espécies e usá-las de modo comparativo entre os grupos funcionais de forma a avaliar o funcionamento das comunidades e a complementariedade entre as espécies (Tilman 2001; Petchey & Gaston 2006). Uma característica funcional é aquela que influencia fortemente o desempenho ou a aptidão de um organismo (McGill *et al.* 2006) e os grupos funcionais são grupos de espécies que apresentam um conjunto de atributos semelhantes e demonstram respostas similares às alterações de fatores ambientais ou processos do ecossistema, tais como disponibilidade de nutrientes ou intensidade de distúrbios (Kleyer 1999).

Por outro lado, a diversidade filogenética leva em consideração as relações evolutivas entre as espécies (Faith 1992; Magurran 2004). As relações de parentesco são utilizadas em substituição à semelhança ecológica entre as espécies e de modo geral, os atributos tendem a

ser conservados ao longo da evolução e desta forma, espécies mais estritamente relacionadas seriam mais semelhantes ecologicamente (Sobral & Cianciaruso 2012). Contudo, esta abordagem precisa ser criteriosa, pois as características também podem evoluir independentes das relações filogenéticas entre espécies distantemente relacionadas (Webb *et al.* 2002). As métricas FD e PD avaliadas juntamente com as variáveis ambientais elucidam os processos que configuram a biodiversidade das comunidades (Mason *et al.* 2007; Safi *et al.* 2011; Sobral & Cianciaruso 2012).

Modelos de relação entre o ambiente e os atributos examinam como as características funcionais variam ao longo dos gradientes ambientais, para prever a ocorrência ou a abundância das espécies (Enquist *et al.* 2007). O regime hidrológico é um importante fator estrutural para as comunidades de peixes em ambientes lóticos (Jowett & Duncan 1990; Fausch & Bramblett 1991; Poff & Allan 1995). Contudo a organização de uma comunidade não é restrita a um fator isolado, sendo também importante a hierarquia natural dos corpos hídricos (Vannote *et al.* 1980; Biggs, Nikora & Snelder 2005; Lowe, Likens & Power 2006). Variações a longo prazo na magnitude, frequência e duração dos eventos hidrológicos definem o modelo de habitat físico em grandes escalas espaciais; enquanto a história a curto prazo nos eventos hidrológicos influencia a conectividade e a disponibilidade de habitat em escalas espaciais menores (Kennard *et al.* 2007). A união destas duas escalas determina a disponibilidade de refúgios, fontes de alimento, oportunidades para migração, desova e recrutamento de peixes (Townsend & Hildrew 1994; Magoulick & Kobza 2003).

A composição funcional das comunidades de peixes é influenciada pelas características do habitat, devido aos processos de organização e estruturação dessas comunidades (Irz *et al.* 2007; Eros *et al.* 2009). A distribuição e a abundância das espécies são determinadas por características específicas que lhes permitem passar por uma série de filtros ambientais hierárquicos, em múltiplas escalas espaciais e temporais (Poff 1997). Assim, as características das espécies determinam a presença ou ausência em um local, dependendo de sua habilidade de enfrentar as condições ambientais atuais. A variação destes filtros ambientais nos cursos d'água estrutura as comunidades de peixes por agregação de grupos ecológicos em diferentes escalas (Kennard *et al.* 2007). Fatores químicos, físicos e biológicos distintos entre os corpos d'água determinam grupos funcionais em função de requerimentos similares “filtrados” pelo ambiente ao longo do gradiente hidrológico (Goldstein & Meador 2004). Características funcionais de peixes de riachos determinam a preferência do habitat,

desempenho natatório e uso de fontes alimentares que variam entre riachos dependendo da escala local e das variáveis ambientais (Pease *et al.* 2012).

A diversidade de características funcionais e as relações filogenéticas podem ser bons preditores das distribuições das espécies, uma vez que FD e PD são métricas que se complementam em suas informações juntamente com a riqueza de espécies (Pavoine & Bonsall 2011; Safi *et al.* 2011). Além disso, a análise das características funcionais das espécies em função de variáveis ambientais podem elucidar padrões sobre o uso de recursos e requerimentos de habitat e esclarecer processos que geram os padrões de diversidade em diferentes escalas (Poff 1997; Mason *et al.* 2007; Pease *et al.* 2012). Desta forma, o presente trabalho foi desenvolvido com os seguintes objetivos: (i) investigar a distribuição espacial de PD e FD e suas relações com a riqueza de espécies de peixes de riachos ao longo da Bacia do Rio Ivinhema; (ii) testar a influência das variáveis ambientais sobre PD e FD e sobre as características funcionais das comunidades. Principalmente porque a Bacia do Rio Ivinhema, livre de represamentos, apresenta uma ampla variação nas variáveis ambientais; e, (iii) compreender os processos que configuram a biodiversidade das comunidades de peixes de riachos ao longo da Bacia. Para tanto procuramos responder as seguintes perguntas: (i) há alguma influência do gradiente longitudinal/altitudinal sobre as métricas de PD e FD? (ii) de que forma as características físicas do habitat influenciam as métricas de PD e FD? (iii) as características funcionais das espécies de peixes de riachos são influenciadas pelas características físicas do habitat? De que maneira?

Material e métodos

Área de estudo e amostragem

As amostragens foram realizadas na Bacia do Rio Ivinhema, principal tributário do rio Paraná na parte oeste de sua bacia localizado no estado de Mato Grosso do Sul. A foz do Ivinhema, inclusa entre a hidrelétrica de Porto Primavera e Itaipú, é o único trecho do rio Paraná livre de grandes represamentos (Agostinho *et al.* 2000). A Bacia do Rio Ivinhema, com aproximadamente 46.000 km² de área, é subdividida nas sub-bacias dos Rios Dourados (área = 9.900 km²), Santa Maria (área = 2.700 km²), Brilhante (área = 8.878 km²), Vacaria (área = 6.500 km²) e Ivinhema (área = 18.045 km²).

As amostragens foram realizadas em trechos de riachos com extensão de até 100 m, entre os anos de 2000 a 2012. Cada trecho foi amostrado ao menos uma vez em cada estação do ano (seca ou chuvosa) com o uso de uma armação metálica (tela mosquiteiro) medindo 80x120 cm coberta com tela mosquiteiro, com abertura de aproximadamente 2 mm. Riachos de maiores volumes também foram amostrados com redes de arrasto (1,5x5m), confeccionadas com a mesma tela usada na armação metálica, redes de espera (malhas entre 15, 20, 30, 40 e 50 mm nós adjacentes). Cada metodologia de coleta foi empregada de acordo com o volume do riacho e em conjunto, quando possível, no intuito de se obter a melhor representação possível da comunidade em cada ambiente. Após as coletas, os peixes foram fixados em formol a 10%, acondicionados em sacos plásticos devidamente etiquetados e em laboratório, após um período de dois a três dias, foram transferidos para etanol 70% e posteriormente seguiu-se a identificação de cada espécie.

Em todos os pontos amostrados foram registradas as coordenadas geográficas, além das variáveis físicas do habitat tais como, altitude (m), profundidade (m), velocidade (m/s), usando para esta última um fluxômetro digital. Cada variável foi medida 5 vezes em diferentes porções de cada trecho de riacho amostrado e em seguida uma média foi estimada para cada trecho. Uma vez que os riachos foram amostrados em anos diferentes, uma média das variáveis foi estimada considerando as duas amostragens realizadas em cada riacho, evitando desta forma a influência sazonal sobre estas variáveis. Velocidade e profundidade foram escolhidas como características físicas do habitat por serem variáveis locais importantes como preditores da estrutura das comunidades de peixes em riachos (Lamouroux *et al.* 1999).

Ao interpolar os dados de características físicas do habitat (altitude, profundidade e velocidade), utilizando o algoritmo de curvatura mínima, para toda a Bacia do Rio Ivinhema, verifica-se que há uma ampla variedade de riachos com diferentes profundidades (0,2 – 2,1 m) e velocidades (0,05 -1,44m/s), não sendo observada, portanto, tendência de vício na distribuição dos riachos e suas características ambientais ao longo de toda a bacia. Com relação à altitude, observa-se que há um gradiente entre as porções. Os riachos amostrados na porção superior do rio Dourados são os que se localizam na maior zona de altitude, acima de 600 m, enquanto as nascentes dos rios Brilhante e Vacaria encontram-se aproximadamente a 500 m de altitude. A partir do curso médio do rio Dourados, abaixo da foz do rio Santa Maria e na porção baixa do rio Vacaria ocorre uma redução pronunciada na altitude para

aproximadamente 330 m de altitude e a partir deste ponto o declive é suave, até aproximadamente 230 m de altitude, próximo à foz do rio Ivinhema, sendo que apenas a porção sudoeste da bacia, na região limite com a bacia do rio Amambá é que a altitude apresenta leve aumento para aproximadamente 370 m (Fig. 1).

Os riachos amostrados ao longo de toda a bacia são caracterizados pelo pequeno volume e com distribuição bem regular em todos os trechos amostrados, contudo verifica-se que devido à própria posição geográfica dos riachos do Alto e Baixo Ivinhema, há uma maior concentração de riachos mais profundos e de velocidade reduzida nestas regiões. Assim, a área de estudo apresenta uma grande variedade em termos de gradientes ambientais importantes na estruturação das comunidades.

Ao longo de toda a bacia, de todos os trechos de riachos amostrados, foram selecionados 173 trechos de forma a garantir uma melhor representação das diferentes porções da bacia, capturando a variação nos gradientes ambientais e que possibilitassem a comparação entre os ambientes, sendo selecionados riachos com até 11 metros de largura. Os riachos com apenas uma espécie também foram excluídos devido à impossibilidade de se calcular as métricas PD e FD. Considerando o rio como rota de migração e a fim de obter a representatividade do gradiente altitudinal, um filtro ambiental que pode limitar o fluxo de espécies, os riachos foram agrupados através de transectos percorridos no canal principal dos rios, dividindo, desta forma, a bacia em subporções dentro de cada sub-bacia. De acordo com Legendre (1993) e Poff *et al.* (2006), o arranjo espacial das bacias estrutura a distribuição das espécies ao longo do rio de tal forma que bacias vizinhas (ou no nosso caso subporções) por serem espacialmente próximas, são mais similares ambientalmente. O tamanho dos transectos variou de acordo com a extensão de cada sub-bacia e assim foram formados onze subporções de riachos agrupado ao longo da Bacia do Rio Ivinhema. Para cada subporção de riachos, foi estimada uma altitude média dos subtrechos de riachos analisados conforme segue: Santa Maria (453 m); Alto (571 m), Médio (384 m) e Baixo (330 m) Dourados; Alto (451 m), Médio (316 m) e Baixo (338 m) Brilhante; Alto (369 m) e Baixo (300 m) Vacaria; Alto (283 m) e Baixo (290 m) Ivinhema (Fig. 1).

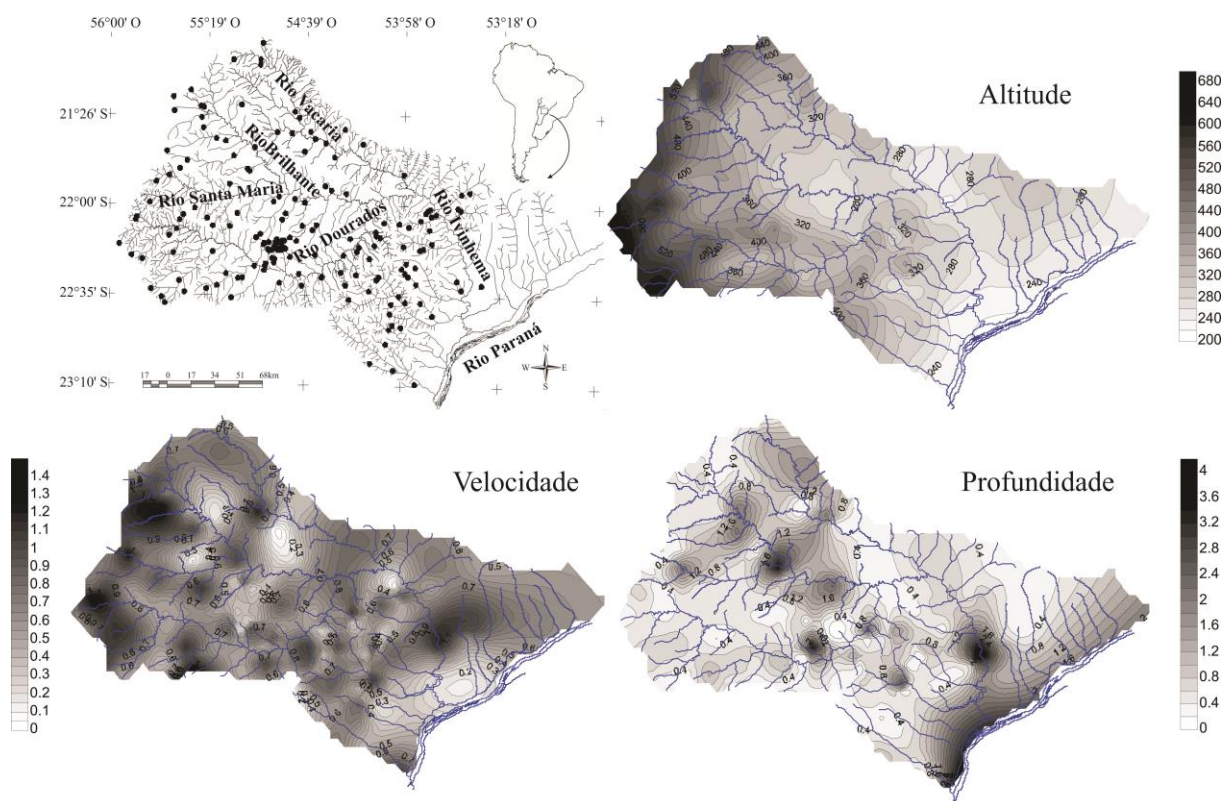


Fig. 1. Localização dos riachos amostrados ao longo das subporções da Bacia do Rio Ivinhema, Alto Rio Paraná e interpolação dos dados de características físicas do habitat (altitude, profundidade e velocidade).

Dados filogenéticos

A filogenia de peixes ósseos publicada recentemente por Betancur-R *et al.* (2013) foi utilizada como base para a construção da árvore filogenética dos peixes amostrados neste trabalho. No intuito de melhorar a resolução das relações de parentesco entre as espécies, outros trabalhos de grupos específicos foram utilizados para construir a topologia da árvore, para as seguintes ordens conforme segue: Characiformes (Santos 2007; Oliveira *et al.* 2011; Nakatani *et al.* 2011), Siluriformes (Armbruster 2004; Nakatani *et al.* 2011; Sullivan, Muriel-Cunha & Lundberg 2013), Gymnotiformes (Lavoué *et al.* 2012), Cyprinodontiformes (Hertwig 2008), Synbranchiformes e Perciformes (Betancur-R *et al.* 2013). Algumas das árvores destes grupos foram baixadas do TreeBASE (<http://www.treebase.org>), um site repositório de informação filogenética com diversos formatos de árvores. Para algumas espécies cuja filogenia não foi encontrada, estas foram inseridas ou substituídas no lugar de espécies do mesmo gênero e para grupos com resolução ainda não bem definida, algumas

espécies foram inseridas em nível de família ou gênero, originando assim algumas politomias. Algumas destas politomias não foram possíveis de serem resolvidas em função do desconhecimento e da indisponibilidade de dados publicados de sequenciamento molecular pra algumas espécies aqui registradas.

A topologia da árvore filogenética foi construída utilizando o pacote “picante” (Kembel *et al.* 2010) no programa R (R Development Core Team 2013). A árvore foi datada em milhões de anos para todas as ordens e para alguns grupos cuja idade era conhecida. Para os grupos com idade desconhecida, os comprimentos dos ramos da árvore foram estimados espaçando estes nós não datados uniformemente entre os nós datados através do algoritmo BLADJ (*Branch Length Adjustment*) no programa Phylocom (Webb, Ackerly & Kembel 2008). Desta forma, foi possível estabelecer as distâncias em milhões de anos para todas as 107 espécies amostradas em 173 trechos de riachos ao longo da Bacia do Rio Ivinhema (Apêndice A1).

Dados funcionais

Oito medidas morfológicas lineares e áreas relacionadas ao tronco, nadadeiras, cabeça, olhos e boca foram retiradas sempre do lado esquerdo dos indivíduos com base em informações dos trabalhos de Gatz Jr. (1979), Winemiller (1991) e Oliveira (2005). Além destas, as espécies foram classificadas em categorias reprodutivas em função da migração, tipo de fecundação e cuidado parental de acordo com o trabalho de Suzuki *et al.* (2004), para aquelas espécies sem publicação para esta informação, as características foram consideradas de acordo com o conhecimento de especialistas da área (Tabela 1). Medidas lineares foram retiradas com auxílio de paquímetro digital (com aproximação em mm) e as áreas foram estimada através de fotos calibradas em mm² com auxílio do programa de morfometria ImageJ (Abramoff *et al.* 2004).

Entre três a cinco dos maiores indivíduos amostrados para cada espécie foram medidos no intuito de evitar a interferência da variação ontogenética no valor médio destas características para cada espécie. Espécies que foram representadas com um único indivíduo tiveram suas medidas complementadas com peixes depositados na Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. A interferência do tamanho do indivíduo nas dimensões corporais foi controlada ao converter as medidas morfométricas em

índices, controlando desta forma o domínio de uma característica sobre as outras nas análises (Winemiller 1991). Para espécies com dimorfismo sexual, somente as fêmeas foram medidas. Ter as estruturas morfológicas expressas em formas de índices é uma boa alternativa de evidenciar os papéis ecológicos desempenhados por estas estruturas (Oliveira 2005) e assim, no presente trabalho, optou-se por representar as características funcionais das espécies em formas de índices ecomorfológicos utilizando medidas que fossem estreitamente relacionadas com o uso do habitat. Algumas características como comprimento total máximo, nível trófico e guilda reprodutiva das espécies foram retiradas da base de dados do Fish Base (Froese & Pauly 2013) (Tabela 1 e Apêndice A2).

Tabela 1. Características funcionais e suas metodologias de mensuração utilizadas para as comunidades de peixes de riachos na Bacia do Rio Ivinhema. A categoria e a definição da característica foram feitas de acordo com Gatz Jr. (1979), Winemiller (1991) e Oliveira (2005).

Característica Funcional/ Índice ecomorfológico	Definição da característica/ Índice ecomorfológico	Categoria Funcional
Comprimento total máximo (Cmax) ^{1,2}	Comprimento total máximo conhecido para a espécie ou medida do maior indivíduo coletado. Medida entre a parte anterior da cabeça ao término da nadadeira caudal.	Uso do habitat, história de vida, alimentação.
Área relativa do olho (ARO) ¹	Razão entre a distância horizontal das margens do olho e o Cmax ao quadrado. Altos valores associados a espécies com maior capacidade visual, detecção de alimento (Pankhurst 1989) e que habitam áreas mais elevadas na coluna d'água (Gatz Jr. 1979).	Alimentação, uso do habitat.
Posição vertical do olho (PVO) ¹	Razão entre distância vertical do centro da pupila e altura da cabeça na linha do olho. Associado a posição de forrageamento na coluna d'água. Altos valores para peixes bentônicos (olhos dorsais); baixos valores para peixes nectônicos (olhos laterais) (Gatz Jr. 1979).	Uso do habitat.
Altura relativa (AIR) ¹	Razão entre a distância vertical máxima dorso/ventre e Cmax. Inversamente relacionado à velocidade da água e diretamente relacionado à capacidade de realizar movimentos ascendentes e descendentes (Gatz Jr. 1979; Winemiller 1991).	Locomoção, uso do habitat.
Razão-aspecto nadadeira caudal (RACau) ¹	Razão entre a distância vertical máxima da nadadeira caudal estendida ao quadrado e área da nadadeira caudal delimitada pelo seu contorno externo. Altos valores indicam nadadeiras com tendência a bifurcação e redução de área, bons nadadores para natação contínua (Gatz Jr. 1979; Breda, Oliveira & Goulart 2005).	Locomoção

Tabela 1. Continuação...

Característica Funcional/ Índice ecomorfológico	Definição da característica/ Índice ecomorfológico	Categoria Funcional
CRPed ¹	Razão entre a distância da margem posterior proximal da nadadeira anal à margem da nadadeira caudal e Cmax. Pedúnculos caudais grandes indicam peixes adaptados a local com rápido fluxo d'água, em função da necessidade de arranques em curto deslocamento (Oliveira 2005).	Locomoção
LRBo ¹	Razão entre a maior distância horizontal da abertura bucal e largura máxima do corpo. Altos valores indicam peixes que se alimentam de presas maiores (Gatz Jr. 1979).	Alimentação
Nível trófico (NT) ²	Posição da espécie na teia alimentar, estimada como 1 + média do nível trófico dos itens alimentares, ponderado pela contribuição de diferentes itens alimentares.	Alimentação
Guilda reprodutiva ³	MLFE = migrador de longa distância com fecundação externa e sem cuidado parental NFES = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação externa e sem cuidado parental NFEC = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação externa e com cuidado parental NFI = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação interna	Reprodução

¹ Características medidas no presente trabalho; ² Características consultadas na base FishBase (Froese & Pauly 2013); ³ Suzuki *et al.* (2004)

Diversidade filogenética e funcional

As relações de parentesco entre as espécies incorporam uma medida de diversidade filogenética que tem como premissa ser maior em comunidades cujas espécies sejam filogeneticamente mais distantes (Magurran 2004; Cianciaruso *et al.* 2009). A primeira medida de diversidade filogenética (PD, *phylogenetic diversity*) proposta por Faith (1992) é baseada na idade do evento de especiação do ancestral mais recente entre duas espécies. Esta medida é obtida através da soma dos comprimentos dos ramos de uma árvore filogenética necessários para conectar todas as espécies de uma comunidade. Ramos mais longos correspondem a tempos de evolução maiores e, assim, a táxons mais distintos, aumentando a PD da comunidade (Faith 1992).

De forma semelhante, a diversidade funcional (FD, *functional diversity*) é a soma dos ramos de um dendrograma funcional construído com base nas características funcionais das espécies (Petchey & Gaston 2006). Quanto maiores os ramos, mais distintas em suas características são as espécies e maior é a FD da comunidade. Assim, qualquer índice baseado nas distâncias entre as espécies pode ser aplicado tanto à árvore filogenética quanto a um dendrograma de similaridade funcional (Pavoine & Bonsall 2011).

Uma vez que para a construção do dendrograma funcional foram utilizadas características contínuas (dados quantitativos) e características categóricas (dados qualitativos) transformadas em características dicotômicas, a medida de dissimilaridade utilizada foi a distância de Gower e o método de agrupamento foi UFGMA (Podani & Schmera 2006). Para o dendrograma funcional foi utilizada a média de cada característica por espécie e as características tiveram suas escalas padronizadas à média zero e a uma unidade de variância a fim de evitar o predomínio do valor de uma característica sobre a outra.

As diversidades funcional e filogenética foram estimadas através da função `ses.pd` no pacote “picante” (Kembel *et al.* 2010) no programa R (R Development Core Team 2013).

Análises

Considerando que o esforço amostral visou garantir a maior representatividade de espécies com metodologia de captura adaptada ao tamanho de cada riacho e em duas estações do ano, é esperado que a abundância variasse ao longo do período amostral, sendo assim, para

as análises neste trabalho, optou-se por utilizar dados de presença-ausência que é esperado permanecer relativamente constante ao longo do período amostrado.

Correlações por postos de Spearman foram realizadas para testar as relações entre as variáveis ambientais ao longo do gradiente altitudinal. Correlações de Pearson foram utilizadas para testar a relação entre riqueza com PD e FD.

Para testar a variação das métricas PD e FD ao longo da bacia, foram estimadas médias e o intervalo de confiança (IC=95%) destas métricas nas diferentes subporções de riachos.

A influência das variáveis físicas do habitat sobre PD e FD foi avaliada através de uma análise de árvore de regressão, onde PD e FD foram utilizadas como variáveis respostas e as variáveis ambientais como variáveis explanatórias. A análise de árvore de regressão é um método não paramétrico de particionamento da variável resposta que busca dividir os grupos mutuamente exclusivos e tende a aumentar a homogeneidade de cada grupo resultante, é uma ferramenta poderosa para avaliação de dados ecológicos, robusta para detectar tendências de dados não-lineares e de interações entre as variáveis, aceitando dados categóricos e contínuos (De'Ath & Fabricius 2000)

Os riachos foram classificados em meso-habitats de acordo com sua profundidade e velocidade, visto que estas variáveis são importantes preditores da estrutura das comunidades de peixes de riachos (Lamouroux *et al.* 1999), assim, os riachos foram classificados em: corredeiras, riachos rasos e de correnteza; poços, riachos profundos e com baixa velocidade da água; remanso, riachos com condições intermediárias para os dois descritores ambientais. Em seguida, uma Análise de Componentes Principais (PCA) entre os descritores físicos do habitat (altitude, profundidade e velocidade) foi realizada no intuito de ordenar os riachos (meso-habitats) de acordo com os gradientes ambientais. As variáveis ambientais foram padronizadas de forma que suas médias fossem iguais a zero e as variâncias iguais a um.

A matriz de ocorrência das espécies foi multiplicada pela matriz das características das espécies, padronizadas com média igual a zero e variância igual a um, resultando em uma matriz de comunidades compostas pelos valores médios das características funcionais. Na sequência, os valores médios das características por riachos foram plotados à PCA de ordenação dos riachos por meio da função “envfit”, com o objetivo de verificar os padrões de influência das variáveis ambientais sobre as características funcionais das comunidades de peixes de riachos. A significância ($\alpha = 0,05$) das relações entre as características funcionais e as variáveis ambientais foi avaliada após 999 permutações e com a obtenção de um valor de

r^2 através do pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.* 2013) no programa R (R Development Core Team 2013).

As diferenças das características funcionais entre as espécies foram avaliadas através de uma PCA.

Resultados

No total, foram amostradas 107 espécies em 173 unidades amostrais de riachos selecionados, com riqueza variando entre 2 a 53 espécies e riqueza entre subporções de 25 a 83 (Tabela 2).

Tabela 2. Onze subporções de riachos com suas altitudes médias e riqueza de espécies acumuladas.

Subporção	Altitude média dos riachos	Riqueza
Santa Maria	453,7	35
Alto Dourados	571,7	25
Médio Dourados	384,5	50
Baixo Dourados	330,9	36
Alto Brilhante	451,3	35
Médio Brilhante	316,2	43
Baixo Brilhante	338,7	55
Alto Vacaria	369,8	38
Baixo Vacaria	300,8	39
Alto Ivinhema	283,7	74
Baixo Ivinhema	290,6	83

A correlação positiva entre altitude e velocidade da água dos riachos ($\rho=0,18$; $p=0,01$) e a correlação negativa entre altitude e profundidade dos riachos ($\rho=-0,33$; $p<0,01$) demonstram que riachos de menor altitude são riachos mais profundos e com menor velocidade da água. Não houve correlação significativa entre velocidade da água e profundidade dos riachos ($\rho=-0,06$; $p=0,4$). As relações de PD e FD com a riqueza evidenciaram um padrão linear muito similar (Fig. 2).

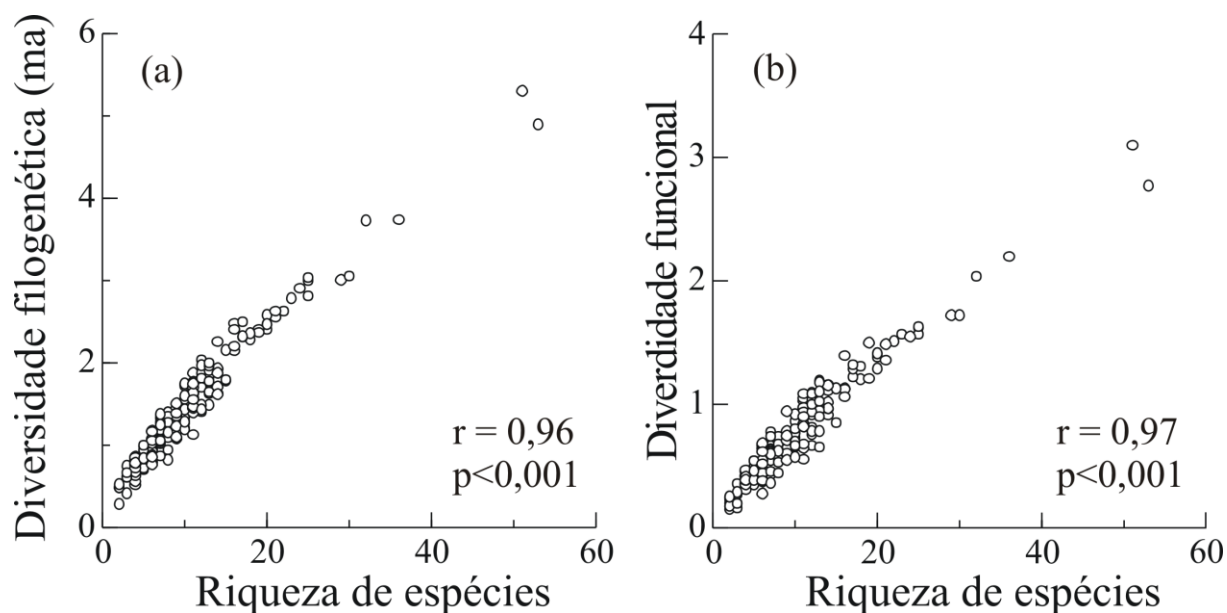


Fig. 2. Relação entre diversidade filogenética (a) e funcional (b) com a riqueza para as comunidades de peixes de riachos ao longo da Bacia do Rio Ivinhema. r = correlação de Pearson; p = nível de significância.

As diversidades filogenética (PD) e funcional (FD) aumentaram significativamente ao longo das subporções dos riachos da Bacia do Rio Ivinhema, no sentido montante jusante. Ambas as métricas, com escalas diferentes, seguem o mesmo padrão ao longo do gradiente (Fig. 3).

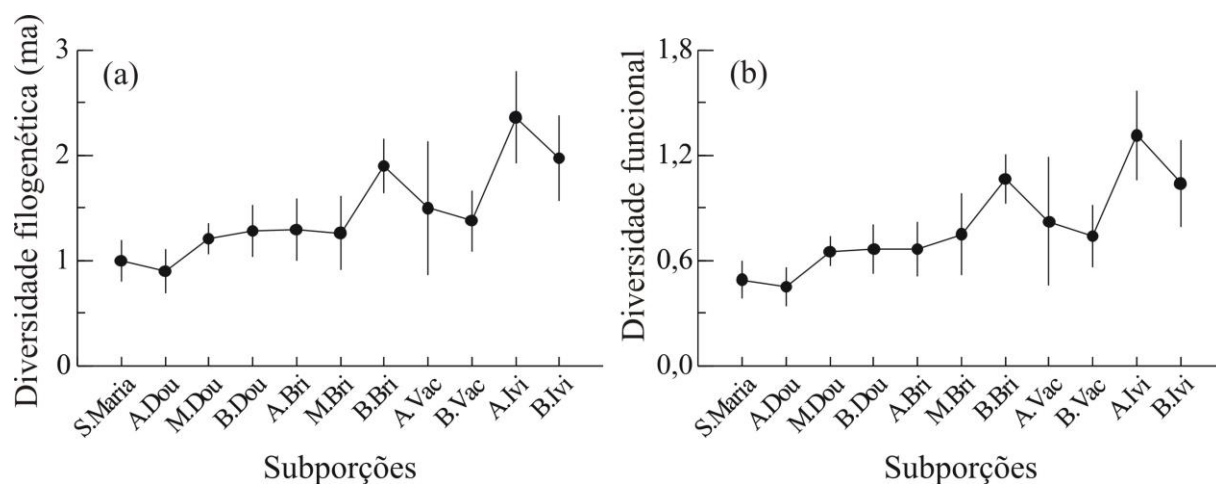


Fig. 3. Diversidade filogenética (a) e funcional (b) em subporções de riachos na Bacia do Rio Ivinhema e seus respectivos intervalos de confiança (95%).

Através da árvore de regressão foi possível identificar um padrão de influência muito similar dos filtros ambientais sobre a Diversidade Funcional (FD) e Filogenética (PD), sendo que 66% da variação em FD e 57% da variação em PD foram explicadas pelos filtros ambientais utilizados. Altitude foi o principal preditor para ambas as métricas, seguidos de profundidade e velocidade para PF e velocidade e profundidade para PD. Assim, riachos com altitude inferior a 277 m apresentaram alta FD (média: 1,42) e PD (média: 2.573). Por outro lado, riachos com altitude igual ou superior a 537 apresentaram baixa PF (média: 0,44) e PD (média: 928,1). Riachos com profundidade igual ou superior a 0,5 m e com velocidade inferior a 0,51 m/s apresentaram FD maiores (média: 1,06 e 0,79, respectivamente). Diversidade filogenética foi maior em riachos com velocidade inferior a 0,8 m/s e com profundidade superior ou igual a 1,07 (média: 2.273 e 1.650, respectivamente) (Fig. 4).

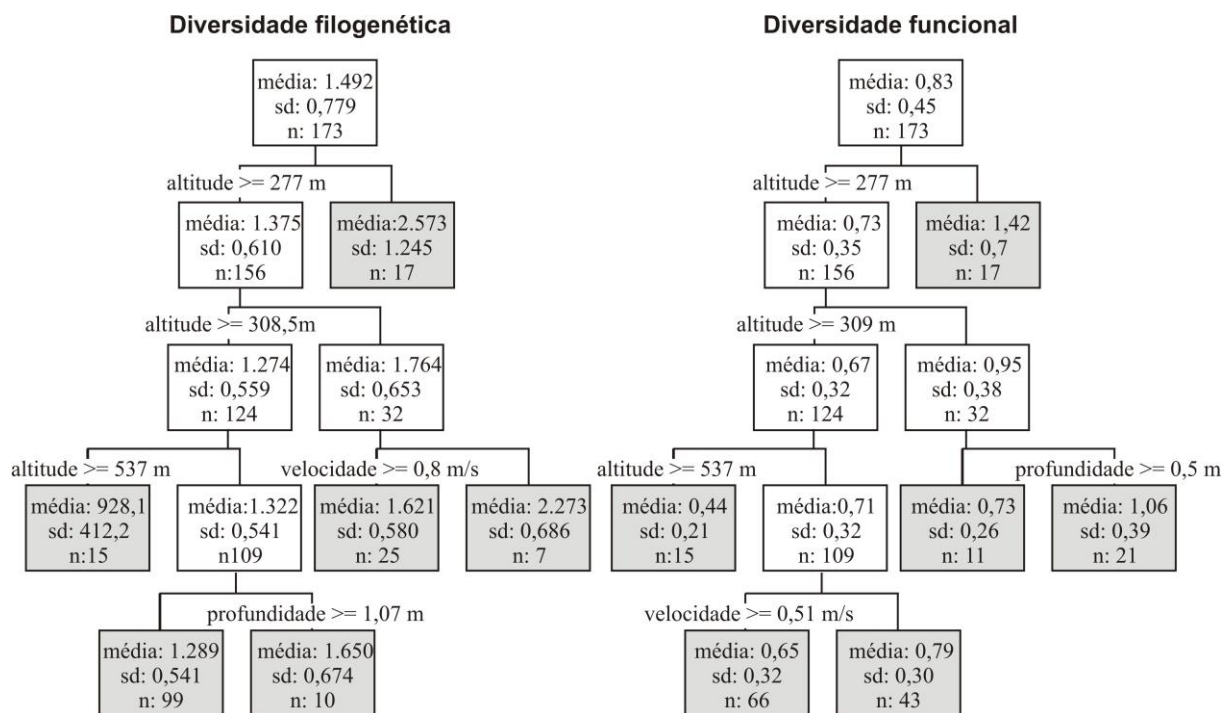


Fig. 4. Árvore de regressão das características físicas do habitat sobre a diversidade filogenética em milhões de anos e diversidade funcional nas comunidades de peixes de riachos na Bacia do Rio Ivinhema.

Os dois primeiros eixos da análise dos componentes principais explicaram 77,7% da variação características físicas dos habitat, sendo que o primeiro eixo contribuiu com 47,4% da variação e foi representado pela altitude (autovetor = 0,66). O segundo eixo contribuiu com 30,3% da variação e foi representado pela velocidade e profundidade (autovetores = 0,79 e 0,60, respectivamente). O vetor velocidade capturou a ordenação dos meso-habitats de

corredeiras, enquanto o vetor profundidade capturou a ordenação dos meso-habitats de poços. O vetor altitude demonstra que os riachos com as diferentes características de meso-habitats estiveram representados ao longo do gradiente altitudinal, com uma concentração de poços em baixas altitudes (Fig. 05).

Riachos de maior velocidade apresentaram um maior número de espécies com altos valores de razão-aspecto caudal e comprimento relativo do pedúnculo e, uma maior frequência de espécies não migradoras de fecundação externa sem cuidado parental. Riachos de maior profundidade e de menor altitude apresentaram um maior número de espécies de grande porte e uma maior frequência de espécies migradoras de longa distância. Riachos de maior profundidade e de menor velocidade foram representados por espécies com nível tróficos maiores, altos valores de altura relativa do corpo e por uma maior frequência de espécies não migradoras fecundação externa com cuidado parental. Espécies com altos valores de posição vertical do olho foram encontradas principalmente em riachos de maior velocidade e elevada altitude. As características largura relativa da boca e altura relativa do olho não foram influenciadas significativamente pelas variáveis de estrutura do habitat (Tabela 03; Fig. 05).

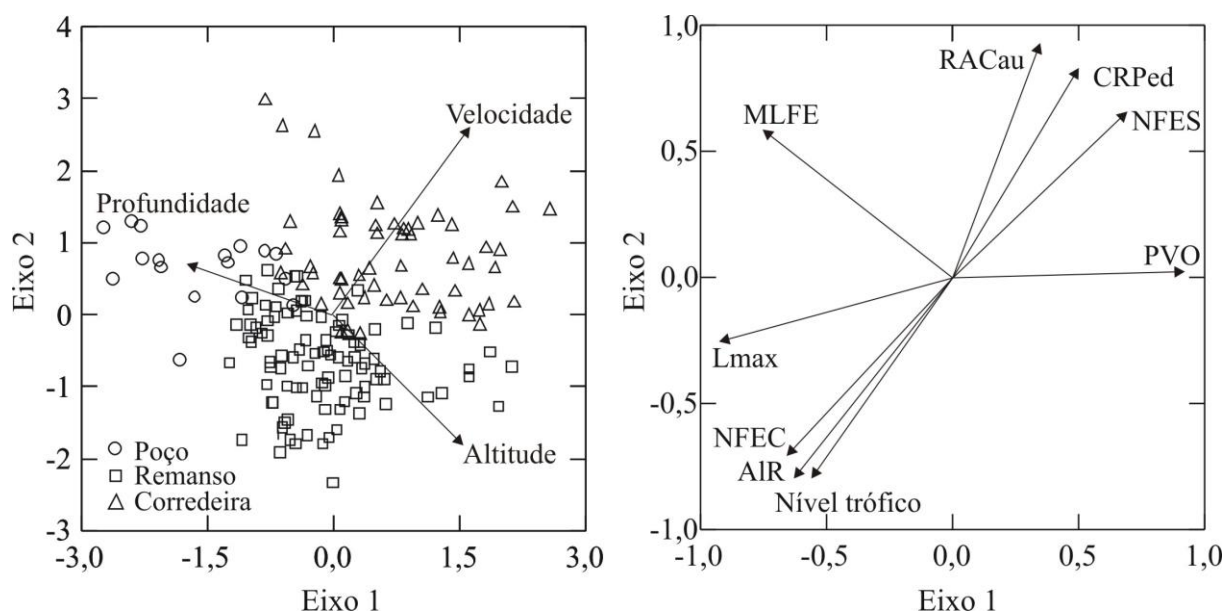


Fig. 5. Ordenação dos riachos (PCA) através das características físicas dos habitat (A) e das características funcionais (B) ($p < 0,05$) das comunidades de peixes da Bacia do Rio Ivinhema. NFES = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação externa e sem cuidado parental, NFEC = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação externa e com cuidado parental, NFI = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação interna, MLFE = migrador de longa distância com fecundação externa; LRBo = largura relativa da

boca, PVO = posição vertical do olho, ARO = altura relativa do olho, CRPed = comprimento relativo do pedúnculo, RACau = razão-aspecto caudal, AlR = altura relativa do corpo, CTmax = comprimento total máximo, NT = nível trófico

Tabela 3. Significância das características funcionais em relação aos eixos de ordenação produzidos pela Análise dos Componentes Principais (PCA) considerando as características físicas do habitat dos riachos na Bacia do Rio Ivinhema. * = significativo a 0,05.

Características funcionais	Eixo 1	Eixo 2	r ²	P
MLFE	-0,768	0,641	0,07	0,001*
NFEC	-0,652	-0,758	0,03	0,044*
NFES	0,758	0,653	0,07	0,002*
NFI	-0,451	-0,892	0,04	0,062
LRBo	-0,957	-0,291	0,003	0,789
PVO	1,000	0,006	0,17	0,001*
ARO	-0,527	-0,850	0,004	0,72
CRPed	0,522	0,853	0,06	0,002*
RACau	0,354	0,935	0,05	0,011*
CTmax	-0,968	-0,250	0,06	0,004*
AlR	-0,633	-0,775	0,12	0,001*
Nível Trófico	-0,593	-0,805	0,05	0,004*

A comunidade de peixes de riachos da Bacia do Rio Ivinhema apresentou uma ampla variação em suas características funcionais interespecíficas, desde espécies com corpos altos, nadadeiras bifurcadas, com não migradores com fecundação externa a peixes de grande porte, com nível trófico elevado e migradores de longa distância. Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 59% da variação entre as espécies. O primeiro eixo (36% da variação) refletiu diferenças entre dois grupos: (i) espécies de corpo alto, nadadeiras com tendência a bifurcação e área reduzida, não migradores de fecundação externa sem cuidado parental; e (ii) espécies com pedúnculos compridos, olhos dorsais e não migradores com fecundação externa com cuidado parental (Fig. 6). O segundo eixo (23% da variação) ordenou principalmente as espécies em função do tamanho máximo atingido, nível trófico elevado e migradores de longa distância com fecundação externa (Fig. 6). Os não migradores de fecundação interna se separaram do restante apenas no terceiro eixo (12% da variação, não mostrado).

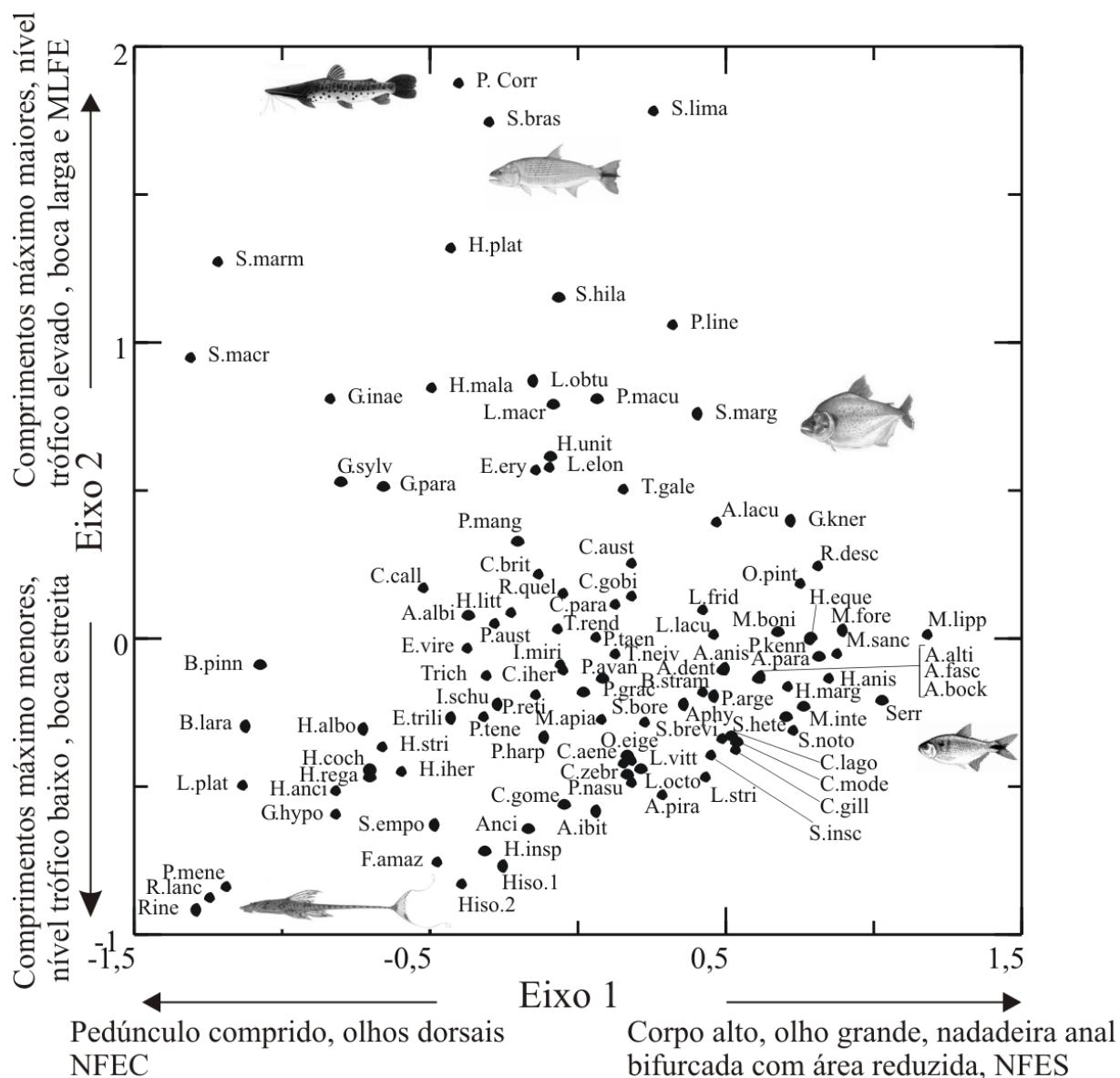


Fig. 6. Ordenação da comunidade de peixes de riachos da Bacia do Rio Ivinhema em função de suas características ecomorfológicas/funcionais, nível trófico e características reprodutivas. Abreviação das espécies: Apêndice A2.

Discussão

Em ecologia de peixes de riachos, como demonstrado em outras bacias (Araujo, Pinto & Teixeira 2009; Pease *et al.* 2012), a riqueza e composição de espécies muda de acordo com o gradiente longitudinal (montante-jusante). Este padrão na distribuição das comunidades ao longo da bacia pode ser explicado pelas diferenças climáticas, frequências nos distúrbios,

forças hidráulicas e tamanho dos riachos que em geral tendem a mudar ao longo do gradiente (Hoeinghaus, Winemiller & Taphorn 2004; Esselman, Freeman & Pringle 2006). Riachos suportam mais espécies de peixes conforme se tornam maiores, hidrologicamente mais estáveis e espacialmente mais heterogêneos (Schlosser 1987; Ferreira & Casatti 2006) e, quando ocorrem na porção inferior da bacia, por estarem mais próximos a uma provável fonte de colonização ou migração do canal principal do rio. Portanto as mudanças de composição específica e aumento da riqueza na Bacia do Rio Ivinhema ocorreram, como esperado, devido a mudança na heterogeneidade ambiental.

Embora as diversidades funcional e filogenética aumentem com a riqueza pela mera adição de ramos aos dendrogramas pelas espécies novas (Poos, Walker & Jackson 2009; Safi *et al.* 2011); as fortes correlações positivas da diversidade filogenética e diversidade funcional com a riqueza indicam relações ecológicas. A relação entre riqueza e diversidade filogenética indica que as comunidades mais ricas apresentam espécies de grupos filogenéticos distintos. Por exemplo, *Pseudoplatystoma corruscans*, *Salminus brasiliensis*, *Chaetobranchopsis australis*, *Synbranchus marmoratus*, *Tatia neivai*, *Bunocephalus larai*, *Hypostomus cochliodon*, *Moenkhausia intermedia*, *Serrasalmus marginatus*, *Leporinus octofasciatus* *Sternopygus macrurus* e outras espécies de Gymntoriformes e Perciformes ocorrem somente nas comunidades mais ricas e são espécies filogeneticamente distantes. Enquanto que, a relação entre a riqueza e a diversidade funcional sugere que as espécies são complementares em relação as suas características funcionais e na forma como utilizam o ambiente (Lohbeck *et al.* 2012). Isso porque, com o acréscimo de espécies na comunidade, novas características passam a estar presentes (Lohbeck *et al.* 2012). Por exemplo, as mesmas espécies anteriormente citadas juntamente com os Characiformes de ampla ocorrência como os lambaris ocorrem juntos nas comunidades mais ricas e são espécies com características funcionais muito distintas, entre migradores, não migradores, com e sem cuidado parental, com as mais diversas formas corporais e diferentes níveis tróficos ocorrem em riachos de menores altitudes. Além disso, a diversidade funcional e filogenética aumentou ao longo do gradiente longitudinal na Bacia do Rio Ivinhema, sendo maior nas porções inferiores da bacia, devido ao maior acesso de espécies aos riachos, principalmente no Alto e Baixo Ivinhema. Nessa porção da bacia ocorreram espécies com características funcionais diferentes e espécies menos aparentadas.

As correlações entre as variáveis físicas do habitat demonstram que, os riachos localizados em menores altitudes tendem a ser mais profundos e com águas mais lentas. Dessa

forma, nas porções mais baixas os filtros ambientais são menos seletivos, pois: riachos em menores altitudes são mais prontamente colonizados pelas espécies e ocorrem menores taxas de extinção local (Taylor & Warren Jr. 2001); os habitats se tornam mais estáveis com menores velocidades (Schlosser 1990); os riachos são mais volumosos, portanto, podem oferecer microhabitats estruturalmente mais complexos (Townsend & Hildrew 1994; Pease *et al.* 2012). Essas porções da bacia com menor pressão dos filtros ambientais proporcionam um maior acréscimo de espécies, que reflete em maiores valores de diversidades filogenética e funcional.

Por outro lado, os riachos localizados nas subporções de maiores altitudes apresentaram menor diversidade filogenética e funcional, principalmente nas subporções Santa Maria, Alto e Médio Dourados e Alto e Médio Brilhante. Isto sugere que as espécies são mais relacionadas entre si e apresentam uma maior redundância de características funcionais devido a uma maior similaridade entre as espécies destas comunidades de riachos (Cornwell, Schwikl & Ackerly 2006). Os riachos localizados nestas subporções são ambientes com maior variabilidade ambiental. Isso é suportado pela análise de árvore de regressão que mostrou que riachos de maiores altitude, com elevada velocidade da água e com menor profundidade apresentaram menores valores de diversidade filogenética e funcional.

Assim, a ictiofauna que habita os riachos de maiores altitudes tem que ultrapassar um forte filtro ambiental, que não só reduz o número de espécies capazes de atingir e de se estabelecer nestas regiões, mas atua selecionando espécies com características semelhantes e mais próximas filogeneticamente. Comunidades que vivem sobre alto estresse ambiental possuem uma menor riqueza quando comparada com ambientes de menor estresse (Chase 2007; Helmus *et al.* 2010) e isso se reflete na FD e PD. Pois esperamos que comunidades que passam por estes filtros ambientais possuam baixos valores de PF e FD, contendo espécies funcionalmente similares e estreitamente relacionadas (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2009; Helmus *et al.* 2010).

Através da análise dos componentes principais, utilizando as características físicas do habitat, foi possível perceber que riachos com diferentes características de meso-habitats foram bem representados ao longo do gradiente altitudinal, porém com uma maior concentração do meso-habitat poço em altitudes mais baixas. Encontramos que as características físicas do habitat estiveram correlacionadas com diferentes características funcionais das espécies. Altitude foi o gradiente ambiental dominante sobre a estrutura funcional das comunidades de peixes de riachos, porém diferenças ambientais em escala

local, com diferentes combinações entre profundidade e velocidade (meso-habitats), também influenciaram a composição funcional das comunidades de peixes. Esperava-se que houvesse um aumento em PD e FD ao longo da bacia conforme aumentasse a riqueza, padrão evidenciado por outros trabalhos (Hoagstrom & Berry 2008; Pease *et al.* 2012), contudo nas subporções de menor altitude também foram registrados riachos com baixos valores de PD e FD. Isto é um indicativo de que filtros ambientais locais, profundidade e velocidade, entre outros não mensurados neste trabalho, estejam limitando a amplitude de características que as espécies podem ocupar (Poff 1997; Cornwell *et al.* 2006), dificultando a colonização e estabilização das espécies nestes locais, mesmo em menores altitudes.

Riachos com hidrodinâmica mais restritiva às espécies, como os riachos de corredeiras (rasos e velozes), favoreceram algumas características funcionais. Riachos de maiores velocidades apresentaram espécies com características que permitem uma menor resistência à velocidade da água, isto é, pedúnculos longos, com nadadeiras caudais com tendência à bifurcação e com menor área e corpos deprimidos dorso-ventralmente. Pedúnculos caudais longos indicam adaptação aos locais com rápido fluxo de água devido à necessidade de arranques em curto deslocamento (Oliveira 2005). Peixes com nadadeiras caudais com tendência a bifurcação são adaptados para natação contínua, pois as bordas da nadadeira ficam fora da zona de turbulência o que aumenta a eficiência natatória (Breda *et al.* 2005). Peixes com corpos deprimidos geralmente são encontrados em águas de elevada correnteza (Gatz Jr. 1979), pois esta configuração diminui o atrito por que esses peixes tem o comportamento de se posicionar contra o sedimento permitindo suportar o rápido fluxo de água (Breda *et al.* 2005); Por exemplo, as espécies de cascudos e loricarídeos adaptados a ambiente com elevada velocidade de água (Casatti, Rocha & Pereira 2005) e que foram frequentes em ambientes de corredeiras.

Por outro lado, em riachos mais lentos e profundos foram registradas espécies com características que em geral favorecem movimentos curtos e manobras mais sensíveis na coluna de água, tais como olhos em posição intermediária, corpo mais alto, pedúnculo caudal curto e nadadeira caudal com maior área (Gatz Jr. 1979; Langerhans *et al.* 2003). A posição intermediária do olho sugere que estas espécies sejam nectônicas, tenham um campo visual lateral e, portanto, ocupem toda a coluna d'água (Watson & Balon 1984), morfologia coerente com ambientes com velocidade da água reduzida. Espécies com corpos altos e com pedúnculo curto são favorecidas em ambientes cuja hidrodinâmica é menos exigente, pois esta morfologia permite uma maior manobrabilidade em corpos d'água com menor velocidade

(Webb 1984). Peixes com nadadeiras caudais arredondadas apresentam baixos valores de razão-aspecto caudal e são bons nadadores em ambientes de baixa velocidade (Breda *et al.* 2005). São peixes cujas nadadeiras caudais são muito flexíveis, que têm melhor desempenho em habitats de maior profundidade e menor velocidade e apresentam ajustes finos em sua posição (Gatz Jr. 1979), como é o caso de alguns Perciformes: *Cichlasoma paranaense* e *Crenicichla britskii*. Outras espécies com perfil corporal relativamente alto e comprimido também foram registradas em ambientes com velocidade de água reduzida, como as espécies dos gêneros *Astyanax*, *Cyphocharax*, *Moenkhausia* e *Hyphessobrycon*, ainda que com nadadeira caudal não arredondada, possuem a habilidade de ajustes finos na natação.

Com relação à estratégia reprodutiva, esperava-se que fossem registradas espécies migradoras nas regiões mais altas principalmente durante a estação reprodutiva (Lowe-McConnel 1999; Vazzoler 1996). Porém, estas espécies migradoras tem ocorrência limitada em ambientes menos volumosos devido ao seu grande porte; e, como este tipo de riacho foi o mais encontrado em maiores altitudes, então, não encontramos estas espécies nestas regiões, pois não consideramos os rios neste estudo. Por outro lado, as espécies de maior porte foram mais frequentes em regiões de menores altitudes e em corpos d'água mais volumosos fora da estação reprodutiva, durante o período das águas baixas no Ivinhema (Antonio *et al.* 2007). Isso principalmente porque o Ivinhema é tido como uma rota alternativa para desova pelas espécies migradoras (Nakatani *et al.* 2004). Além disso, espécies migradoras são altamente dependentes dos ciclos de cheias em ambientes sazonais tais como em rios (Lowe-McConnel 1999; Suzuki *et al.* 2004), o que justifica a baixa frequência (9%) destas em ambientes mais instáveis como os riachos, principalmente os de maiores altitudes.

A maioria das espécies registradas neste trabalho é de pequeno porte, espécies mais frequentes em ambientes de riachos (Castro 1999), não migradoras ou migradoras de curta distância e sem cuidado parental (61%), com frequência de ocorrência maior em riachos de maior velocidade e menor volume. Estas espécies, em geral, atingem a maturidade precocemente (Lowe-McConnell 1999; Wootton 1992), são oportunistas (r-estrategistas), com período curto de vida, taxa de crescimento elevada, mortalidade natural e fecundidade altas, com frequentes e prolongados períodos de reprodução (Lowe-McConnell 1999; Menezes & Caramaschi 1994; Vazzoler 1996; Alkins-Koo 2000). Desta forma, a despeito de variações e exceções (Castro 1999; Alkins-Koo 2000), esta estratégia reprodutiva é provavelmente a mais adaptada a ambientes com grandes flutuações abióticas, como os riachos. Assim, os frequentes períodos de desovas permitem a estas espécies uma rápida reposição populacional,

caracterizando as comunidades de peixes de riachos como comunidades com elevada resiliência (Menezes & Caramaschi 1994; Castro 1999).

As espécies não migradoras ou migradoras de curta distância e com cuidado parental tiveram uma frequência intermediária (26%) entre as outras estratégias reprodutivas e foram mais frequentes em riachos mais profundos com velocidade da água reduzida. Além das características morfológicas que estas espécies possuem e que lhes possibilitam ocupar estes ambientes mais volumosos e de menor velocidade; o número de espécies com cuidado parental deve aumentar ao longo do gradiente ambiental de acordo com a teoria do modelo do habitat, sendo esta estratégia mais frequente em ambientes mais estáveis devido à expectativa de condições favoráveis contínuas (Townsend & Hildrew 1994). Ainda, como o cuidado parental demanda um elevado investimento energético, esta estratégia junto de outras características, tais como o tamanho do ovócito, correspondem à estratégia de equilíbrio que encontra sua ótima representação em ambientes mais estáveis (Winemiller & Rose 1992).

De acordo com as características funcionais, a principal diferença entre as espécies esteve associada com a ocupação e uso do habitat (tamanho máximo, altura do corpo, dimensões da nadadeira caudal e do pedúnculo), alimentação (tamanho da boca e nível trófico) e reprodução (guildas reprodutivas). Os riachos menores em maiores altitudes possuíam mais espécies de pequeno porte, com corpos baixos, enquanto os riachos maiores em menores altitudes possuíam mais espécies de grande porte e corpos altos. Isto está condizente com a teoria do modelo do habitat que prevê uma maior concentração de peixes de pequeno porte e corpos deprimidos em riachos de maiores altitudes, uma vez que esta morfologia é mais resistente em ambientes hidrologicamente variáveis (Townsend & Hildrew 1994). Ao longo do gradiente fluvial, os riachos de menores altitudes tendem a apresentar maiores volumes (mais profundos) e a ter uma velocidade mais reduzida (mais lânticos), favorecendo a ocorrência de espécies com corpos mais altos, maiores tamanhos corporais e olhos maiores (Townsend & Hildrew 1994). Peixes de corpos altos e com menor aspecto-razão caudal têm maior capacidade e eficiência na ocupação do habitat, além de uma manutenção mais estável na coluna d'água em ambientes menos turbulentos (Gatz Jr. 1979; Webb 1984).

De um modo geral, a diversidade funcional foi maior em riachos localizados nas porções inferiores da Bacia do Rio Ivinhema, o que também pode ser explicado pela maior variabilidade de características funcionais encontradas nesta região. A teoria do modelo do habitat propõe que a diversidade funcional aumenta ao longo do gradiente montante-jusante,

uma vez que os riachos se tornam mais estáveis e passam a disponibilizar uma maior variabilidade de habitats disponíveis para refúgio contra perturbações (Townsend & Hildrew, 1994).

Corroborando isso, a teoria do rio contínuo indica que a diversidade funcional aumenta em regiões mais baixas em função do aumento na variabilidade de recursos alimentares que geram uma diversidade trófica de peixes (Vannote *et al.* 1980), indo de encontro com a ordenação das características funcionais, na qual peixes de nível trófico elevado são mais frequentes nos riachos de maior profundidade, menor altitude e velocidade da água reduzida.

Regiões mais próximas às cabeceiras apresentam complexidade estrutural e produtividade do ecossistema menor, quando comparadas com as de planície. Estas regiões dependem muito do aporte de recursos oriundos das áreas adjacentes aos corpos d'água (Vannote *et al.* 1980) e da variabilidade ambiental de cada riacho influenciada pelo nível da água e pela pluviosidade (Esteves & Aranha 1999). Vários fatores podem ter influenciado na ocorrência de espécies de níveis tróficos mais baixos, principalmente nos riachos de correnteza e de maior altitude, tais como a elevada dependência de aporte de material de origem terrestre alóctone, a menor produtividade local e o rápido carreamento de partículas orgânicas ou inorgânicas pela correnteza (Vannote *et al.* 1980; Power *et al.* 1988). Contudo, com a diversificação de habitats e aumento no volume dos riachos nas regiões de menores altitudes, espera-se que haja uma maior produção autóctone e uma maior diversidade de itens alimentares, suportando, assim, comunidades de peixes com cadeias tróficas mais diversas e espécies de níveis tróficos mais elevados (Vannote *et al.* 1980).

Em síntese, FD e PD responderam de forma semelhante às variáveis físicas do habitat. Riachos com menores altitudes, mais profundos e com correntezas menores, FD e PD são maiores. Por outro lado, FD e PD são menores quando a combinação das variáveis ambientais gera um ambiente mais severo, indicando o sentido de atuação dos filtros ambientais; com riachos de elevada altitude, profundidade reduzida e fortes correntezas. As características funcionais de espécies de peixes de riachos foram influenciadas pelas características físicas do habitat ao longo da bacia do rio Ivinhema. Riachos mais instáveis com menor volume e elevada velocidade da água foram mais seletivos em relação às características das espécies. A diversidade filogenética, a diversidade funcional e a riqueza de espécies aumentaram ao longo do gradiente altitudinal, indicando, juntamente com a análise das características físicas do habitat, que riachos mais volumosos, com menor velocidade da água suportam um maior

número de espécies mais funcionalmente distintas entre si e menos relacionadas filogeneticamente.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao suporte financeiro da Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul (FUNDECT) e do Conselho Nacional de Tecnologia e Desenvolvimento Científico (CNPq). Ao apoio logístico nas atividades de campo e de laboratório de João P. da Silva, Karina K. Tondato, Alexandro C. Florentino, Luzia S. Lourenço, Patrícia L. Rondon, Aryadne S. Rocha, Fabiane S. Ferreira, Maiane J. Pereira, Viviane V. Azevedo, Gabriela S. V. Duarte, Marcelo M. de Souza, Mariane I. Santos, Lidiani Q. L. Ximenes e Gabriel N. de Souza. Wagner Vicentin agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos de doutorado e Yzel R. Suárez agradece ao CNPq pela bolsa produtividade em pesquisa.

Referências

- Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36-42.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Minte-Vera, C.V. & Winemiller, K.O. (2000) Biodiversity in the high Paraná riverfloodplain. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. (eds B. Gopal, W.J. Junk & J A. Davis), pp. 89-118. Backhuys Publishers, Leiden.
- Alkins-Koo, M. (2000) Reproductive timing of fishes in a tropical intermittent stream. *Environmental Biology of Fishes*, **57**, 49-66.
- Antonio, R.R., Agostinho, A.A., Pelicice, F.M., Bailly, D., Okada, E.K. & Dias J.H.P.D (2007) Blockage of migration routes by dam construction: can migratory fish find alternative routes? *Neotropical Ichthyology*, **5**, 177-184.
- Araujo F.G., Pinto B.C.T. & Teixeira P.T. (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**, 89–107.

- Armbruster, J.W. (2004) Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **141**, 1–80.
- Betancur-R, R., Broughton, R.E., Wiley, E.O., Carpenter, K., López, A.J., Li, C., Holcroft, N.I., Arcila, D., Sanciangco, M., Cureton II, J.C., Zhang, F., Buser, T., Campbell, M.A., Ballesteros, J.A., Roa-Varon, A., Willis, S., Borden, W.C., Rowley, T., Reneau, P.C., Hough, D.J., Lu, G., Grande, T., Arratia, G. & Ortí, G. (2013) The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLOS Currents Tree of Life*, 1-45.
- Biggs, B.J.F., Nikora, V.I. & Snelder, T.H. (2005) Linking scales of variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications*, **21**, 283–298.
- Breda, L., Oliveira, E.F. & Goulart, E. (2005) Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, **27**, 371-381.
- Casatti, L., Rocha, F.C. & Pereira, D.C. (2005) Habitat use by two species of *Hypostomus* (Pisces, Loricariidae) in Southeastern Brazilian streams. *Biota Neotropica*, **5**, 1-9.
- Castro, R.M.C. (1999) Evolução da Ictiofauna de riachos Sul-Americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. *Ecologia de peixes de riacho. Série Oecologia Brasiliensis* (eds E.P. Caramaschi, R. Mazzoni & P.R. Peres-Neto), pp. 139-156. Programa de Pós-Graduação em Ecologia/UFRJ, Rio de Janeiro.
- Cavender-Bares, J., Kozac, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Chase J.M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 17430-17434.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, **9**, 93-103.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465–1471.
- De'ath, G. & Fabricius, K.E. (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, **81**, 3178-3192.
- Enquist, B.J., Kerkhoff, A.J., Stark, S.C., Swenson, N.G., McCarthy, M.C. & Price, C.A. (2007) A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, **449**, 218–222.

- Eros, T., Heino, J., Schmera, D. & Rask, M. (2009) Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, **54**, 1788-1803.
- Esselman, P.C., Freeman, M.C. & Pringle C.M. (2006) Fish assemblage variation between geologically defined regions and across a longitudinal gradient in the Monkey River Basin, Belize. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 142–156.
- Esteves, K.E. & Aranha, J.M.R. (1999) Ecologia trófica de peixes de riachos. *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*. (eds E.P. Caramaschi, R. Mazzoni & P.R. Peres-Neto), pp. 157-182. Programa de Pós-Graduação em Ecologia/UFRJ, Rio de Janeiro.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1-10.
- Fausch, K.D. & Bramblett, R. G. (1991) Disturbance and fish communities in intermittent tributaries of a western Great Plains river. *Copeia*, **3**, 659-674.
- Ferreira, C.P. & Casatti, L. (2006) Influência da estrutura do habitat sobre a ictiofauna de um riacho em uma micro-bacia de pastagem, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23**, 642-651.
- Froese, R. & Pauly, D. (2013) Editors, FishBase: World Wide Web electronic publication (<http://www.fishbase.org>).
- Gatz, Jr.A.J. (1979) Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, **21**, 91-124.
- Goldstein, R.M. & Meador M.R. (2004) Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of American Fisheries Society*, **133**, 971-983.
- Helmus, M.R., Keller, W., Paterson, M.J., Yan, N.D., Cannon, C.H. & Rusak, J.A. (2010). Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters*, **13**, 162-174.
- Hertweig, S.T. (2008) Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei, Atherinomorpha): the contribution of cranial soft tissue characters. *Zoologica Scripta*, **37**, 141-174.
- Hoagstrom, C.W. & Berry, C.R. (2008) Morphological diversity among fishes in a Great Plains river drainage. *Hydrobiologia*, **596**, 367–386.
- Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O. & Taphorn, D.C. (2004) Compositional change in fish assemblages along the Andean piedmont – Llanos floodplain gradient of the Río Portuguesa, Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, **2**, 85-92.

- Irz, P., Michonneau, F., Oberdorff, T., Whittier, T.R., Lamouroux, N., Mouillot, D. & Argillier, C. (2007) Fish community comparisons along environmental gradients in lakes of France and north-east USA. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 350-366.
- Jowett, I.G. & Duncan, M.J. (1990) Flow variability in New Zealand rivers and its relationship to in-stream habitat and biota. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **24**, 305-317.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Kennard, M.J., Ondel, J.D., Arthington, A.H., Pusey, B.J. & Poff N.L. (2007) Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 1346-1359.
- Kleyer, M. (1999) The distribution of plant functional types on gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 697-708.
- Lamouroux, N., Capra, H., Pouilly, M. & Souchon, I. (1999) Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology*, **42**, 673-687.
- Langerhans, R.B., Layman, C.A., Langerhans, A. & Dewitt, T.J. (2003) Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, **80**, 689-698.
- Lavoué, S., Miya, M., Arinegard, M.E., Sullivan, J.P., Hopkins, C.D. & Nishida, M. (2012) Comparable ages for the independent origins of electrogenesis in African and South American weakly electric fishes. *Plos One*, **7**, 1-18.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., Breugel, M.V., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. (2012) Functional diversity changes during tropical forest succession. Perspectives in Plant Ecology. *Evolution and Systematics*, **14**, 89-96.
- Losos, J. B. & Glor, R.E. (2003) Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 220-227.
- Lowe-McConnell, R.H. (1999) *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP, São Paulo.

- Lowe, W.H., Likens, G.E. & Power, M.E. (2006) Linking scales in stream ecology. *Bioscience*, **56**, 591–597.
- Magoulick, D.D. & Kobza, R.M. (2003) The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology*, **48**, 1186–1198.
- Magurran, A. E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P. & Argillier, C. (2007) Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, **153**, 441–452.
- Mcgill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- Menezes, M.S. & Caramaschi, E.P. (1994) Características reprodutivas de *Hypostomus* grupo *H. punctatus* no rio Ubatiba, Maricá, RJ (Osteichthyes, Siluriformes). *Revista Brasileira de Biologia*, **54**, 503–513.
- Nakatani, K., Bialezki, A., Baumgartner, G., Sanches, P. V. & Makrakis, M.C. (2004) Temporal and spatial dynamics of fish eggs and larvae. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (eds S.M., Thomaz, A. A. Agostinho & N. S. Hahn), pp. 293–308. Backhuys Publishers, Leiden.
- Oliveira, C., Avelino, G.S., Abe, K.T., Mariguela, T.C., Benine, R.C., Ortí, G., Vari, R.P., Corrêa & Castro, R.M. (2011) Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 275.
- Oliveira, E.F. (2005) *Padrões ecomorfológicos da assembléia de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil: efeitos das estruturas trófica, espacial e filogenética*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2013) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-8.
- Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K., Nishida, M. (2011) Evolutionary history of Ostariophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeen origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 177.
- Pankhurst, N. W. (1989) The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes*, **26**, 201–211.

- Pavoine, S. & Bonsall, M., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Pease, A.A., González-Díaz, A.A., Rodiles-Hernandez, R. & Winemiller, K.O. (2012) Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, **57**, 1060-1075.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**, 741-758.
- Podani, J. & Schmera, D. (2006) On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, **115**, 179-185.
- Poff, N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 391-409.
- Poff, N.L. & Allan, J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76**, 606-627.
- Poff, N.L., Olden, J.D., Vieira, N.K.M., Finn, D.S., Simmons, M.P. & Kondratieff, B.C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 730–755.
- Poos, M.S., Walker, S.C. & Jackson, D.A. (2009) Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology*, **90**, 341-347.
- Power, M.E., Stout, R.J., Cushing, C.E., Harper, P.P., Hauer, F.R., Matthews, W.J., Moyle, P.B., Statzner, B. & Wais de Badgen, I.R. (1988) Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 456-479.
- R Development Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-Filho, J.A.F. (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B: Biological Sciences*, **366**, 2536-2544.
- Santos, G.S.A. (2007) *Análise filogenética das espécies de Leporinus (Ostariophysi: Characiformes: Anostomidae) das bacias do Prata e São Francisco*. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista.

- Schlosser, I.J. (1987) A conceptual framework for fish communities in small warmwater streams. *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes* (eds M.J. Matthews & D.C. Heins), pp. 17-24. University of Oklahoma Press, Norman.
- Schlosser, I.J. (1990) Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fish: implications for environmental management and assessment. *Environmental Management*, **14**, 621-628.
- Sobral, F.L. & Cianciaruso, M.V. (2012) Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (Re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal*, **28**, 617-631.
- Stevens, R.D., Cox, S.B., Strauss, R.E. & Willig, M.R. (2003) Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, **6**, 1099-1108.
- Sullivan, J.P., Muriel-Cunha, J. & Lundberg, J.G. (2013) Phylogenetic relationships and molecular dating of the major groups of catfishes of the Neotropical superfamily Pimelodoidea (Teleostei, Siluriformes). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **162**, 89-110.
- Suzuki, H.I., Pelicice, F.M., Luiz, E.A., Latini, J.D. & Agostinho, A.A. (2004) Reproductive strategies of the fish community of the Upper Paraná River Floodplain. *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain* (eds A.A. Agostinho, L. Rodrigues, L.C. Gomes, S.M. Thomaz & L.E. Miranda), pp. 125-130. Eduem, Maringá.
- Taylor, C.M. & Warren Jr., M.L. (2001) Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology*, **82**, 2320-2330.
- Tilman, D. (2001) An evolutionary approach to ecosystem functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America*, **98**, 10979-10980.
- Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **37**, 130-137.
- Vazzoler, A.E.A.M. (1996) *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Eduem, Maringá.
- Watson, D.J. & Balon, E.K. (1984) Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, **25**, 371-384.

- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098-2100.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Mcpeek, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Webb, P.W. (1984) Body form, locomotion, and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, **24**, 107-120.
- Winemiller, K.O. (1991) Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, **61**, 343-365.
- Winemiller, K.O. & Rose, K.A. (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes – implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2196-2218.
- Wootton, J.R. (1992) *Fish ecology*. Chapman & Hall, New York.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com este trabalho foi possível conhecer a composição e a estrutura das comunidades de peixes em ambientes lóticos em uma grande amplitude de escala, a bacia do rio Ivinhema, bem como verificar como agem os filtros ambientais sobre a formação das comunidades, não apenas taxonomicamente, mas sobre os aspectos funcionais e filogenéticos.

No primeiro capítulo, evidenciou-se que a distribuição das espécies é influenciada pelo gradiente altitudinal e que somado a isto, as características locais de cada trecho são importantes para a composição das diferentes comunidades ao longo da bacia. Ficou claro que além de um processo de adição, há um processo de substituição de espécies ao longo do gradiente montante-jusante. Isso sugere que a ocupação do habitat pelas espécies pode ser influenciada pela atuação de diferentes filtros ambientais sobre diferentes performances de espécies e que, portanto, tais espécies podem possuir características em comum que possibilitam as mesmas ocuparem determinados habitat.

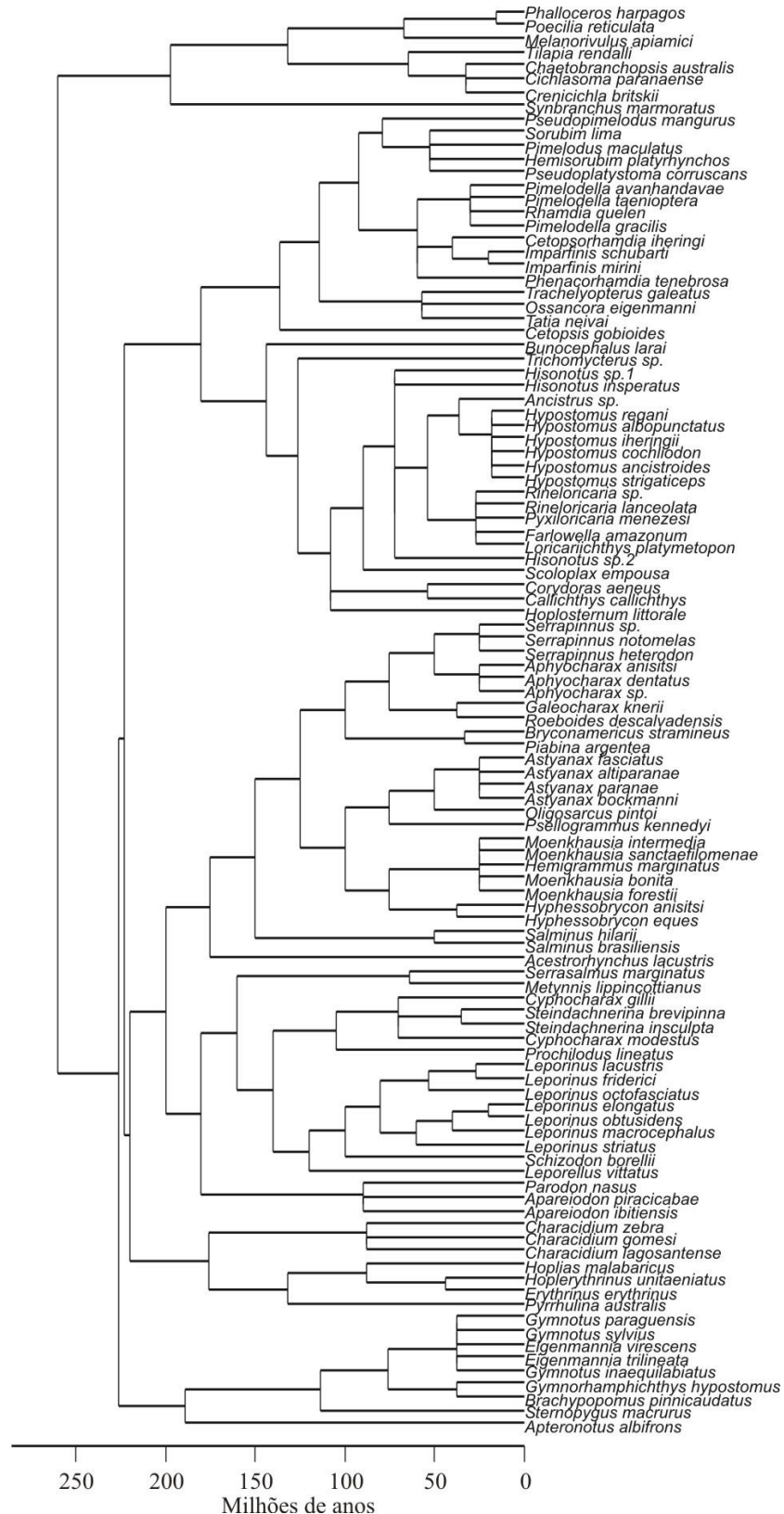
No segundo capítulo, ficou evidente que as características físicas do habitat foram mais seletivas em regiões de maiores altitude definindo comunidades de peixes com características funcionais mais similares e mais aparentadas entre si do que o esperado ao acaso, ou seja, o agrupamento funcional e filogenético foram maiores. Nas regiões de menores altitudes, embora não tenha sido possível detectar uma dispersão funcional e filogenética, detectou-se uma diminuição significativa na intensidade da agregação de ambas as métricas, sugerindo que estes ambientes ainda podem apresentar filtros ambientais que restringem as populações de peixes a densidades abaixo do limite da competição. Logo a estrutura das comunidades de peixes de riachos é influenciada principalmente pela filtragem ambiental ao invés das interações bióticas. Além disso, a diversificação de habitat e a maior disponibilidade de recursos nos ambientes de menores altitudes podem explicar o aumento na riqueza de espécies sem que necessariamente ocorra a competição.

Por fim, no terceiro capítulo, conforme esperado, as características funcionais das espécies foram influenciadas pelas características físicas do habitat. Ambientes mais instáveis com menor volume, maior correnteza e de altitudes elevadas foram mais seletivos em relação às características das espécies. Por outro lado, em riachos menos seletivos, riachos de planície, mais volumosos e remansos, a riqueza juntamente com as diversidades funcional e filogenética foram maiores, sugerindo que estes ambientes suportam um número de espécies maiores, mais diferentes e menos aparentadas entre si.

Neste sentido, os três capítulos juntos, além de abordarem diferentes processos influentes na diversidade e estruturação das comunidades de peixes, demonstram como diferentes combinações de gradientes ambientais atuam como filtros ambientais sobre as características das espécies. A análise conjunta de aspectos funcionais e filogenéticos com a riqueza e composição das espécies proporcionou um melhor entendimento dos padrões ecológicos ocorrentes nas comunidades. Além disso, foi possível compreender de que forma as características das espécies de peixes respondem às diferentes condições ambientais, proporcionando, portanto, uma melhor compreensão dos processos ecológicos envolvidos na organização das comunidades de peixes em ambientes lóticos.

APÊNDICE A1

Figura A1. Árvore filogenética para todas as espécies amostradas nos 173 trechos de riachos ao longo da bacia do rio Ivinhema.



APÊNDICE A2

Tabela A2. Espécies registradas nos capítulos 2 e 3 com seus respectivos códigos e características funcionais. CE = código da espécie ER = estratégia reprodutiva, NFES = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação externa e sem cuidado parental, NFEC = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação externa e com cuidado parental, NFI = não migrador ou migrador de curta distância com fecundação interna, MLFE = migrador de longa distância com fecundação externa; LRBo = largura relativa da boca, PVO = posição vertical do olho, ARO = altura relativa do olho, CRPed = comprimento relativo do pedúnculo, RACau = razão-aspecto caudal, AlR = altura relativa do corpo, CTmax = comprimento total máximo, NT = nível trófico (característica consultada na base do Fish Base).

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	A.lacu	NFES	0.595	0.701	0.048	0.077	4.101	0.188	27	4.2
<i>Ancistrus</i> sp.	Anci	NFES	0.5	0.781	0.045	0.216	1.424	0.154	11	2
<i>Apareiodon ibitiensis</i>	A.ibit	NFES	0.259	0.611	0.048	0.119	1.504	0.174	11.3	2.3
<i>Apareiodon piracicabae</i>	A.pira	NFES	0.296	0.594	0.046	0.122	2.794	0.203	12	2.3
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	A.anis	NFES	0.548	0.628	0.056	0.115	3.392	0.191	5.5	3.2
<i>Aphyocharax dentatus</i>	A.dent	NFES	0.551	0.537	0.057	0.124	2.368	0.21	7.2	3
<i>Aphyocharax</i> sp.	Aphy	NFES	0.421	0.566	0.06	0.105	1.46	0.219	5.3	3.1
<i>Apteronotus albifrons</i>	A.albi	NFES	0.395	0.753	0.012	0.077	0.592	0.177	50	3
<i>Astyanax altiparanae</i>	A.alti	NFES	0.476	0.616	0.06	0.085	1.785	0.375	10.6	2.8
<i>Astyanax bockmanni</i>	A.bock	NFES	0.545	0.633	0.063	0.09	2.453	0.297	6.7	2.8
<i>Astyanax fasciatus</i>	A.fasc	NFES	0.535	0.579	0.065	0.09	2.246	0.282	8	2.8
<i>Astyanax paranae</i>	A.para	NFES	0.632	0.652	0.089	0.089	3.003	0.289	11.3	2.8
<i>Brachypomomus pinnicaudatus</i>	B.pinn	NFEC	0.351	0.718	0.011	0.215	0	0.108	18.6	3.2

Tabela A2. Continuação...

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Bryconamericus stramineus</i>	B.stram	NFES	0.589	0.642	0.063	0.104	2.06	0.208	5.6	2.7
<i>Bunocephalus larai</i>	B.lara	NFEC	0.307	0.978	0.011	0.167	0.907	0.13	5	3.1
<i>Callichthys callichthys</i>	C.call	NFEC	0.379	0.701	0.019	0.049	1.411	0.193	17	3
<i>Cetopsis gobioides</i>	C.gobi	NFES	0.593	0.659	0.028	0.1	1.842	0.21	10.9	3.6
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>	C.iher	NFES	0.6	0.768	0.018	0.135	2.547	0.145	10.6	3
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	C.aust	NFEC	0.437	0.654	0.096	0.051	0.246	0.378	12	3.5
<i>Characidium gomesi</i>	C.gome	NFES	0.21	0.7	0.053	0.142	1.081	0.184	6.5	3.1
<i>Characidium lagosantense</i>	C.lago	NFES	0.377	0.54	0.07	0.137	2.596	0.221	4.1	3.1
<i>Characidium zebra</i>	C.zebr	NFES	0.243	0.628	0.044	0.154	2.806	0.187	6.4	3.2
<i>Cichlasoma paranaense</i>	C.para	NFEC	0.415	0.673	0.088	0.073	0.909	0.352	7.4	3.3
<i>Corydoras aeneus</i>	C.aene	NFES	0.28	0.764	0.045	0.108	1.861	0.293	7.5	3
<i>Crenicichla britskii</i>	C.brit	NFEC	0.56	0.608	0.076	0.105	0.674	0.2	14.5	3.1
<i>Cyphocharax gillii</i>	C.gill	NFES	0.526	0.586	0.076	0.11	1.798	0.253	10	2
<i>Cyphocharax modestus</i>	C.mode	NFES	0.447	0.587	0.068	0.087	1.813	0.301	16.2	2
<i>Eigenmannia trilineata</i>	E.trili	NFES	0.386	0.616	0.017	0.213	0	0.129	25	3.1
<i>Eigenmannia virescens</i>	E.vire	NFES	0.514	0.606	0.018	0.184	0	0.118	35.8	3
<i>Erythrinus erythrinus</i>	E.ery	NFEC	0.594	0.567	0.055	0.06	0.955	0.189	20	3.7

Tabela A2. Continuação...

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Farlowella amazonum</i>	F.amaz	NFES	0.403	0.646	0.015	0.382	2.826	0.043	22.5	2.3
<i>Galeocharax knerii</i>	G.kner	NFES	0.603	0.542	0.052	0.085	3.658	0.262	22	4
<i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i>	G.hypo	NFES	0.296	0.791	0.006	0.256	0	0.06	11.5	3.2
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	G.inae	NFEC	0.583	0.688	0.008	0.025	0	0.118	60	3.3
<i>Gymnotus paraguensis</i>	G.para	NFEC	0.564	0.631	0.013	0.026	0	0.125	24	3.2
<i>Gymnotus sylvius</i>	G.sylv	NFEC	0.549	0.727	0.009	0.026	0	0.136	36	3.1
<i>Hemigrammus marginatus</i>	H.marg	NFES	0.544	0.554	0.082	0.09	2.23	0.255	4.5	2.8
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	H.plat	MLFE	0.513	0.782	0.035	0.124	1.555	0.142	52.5	4.5
<i>Hisonotus insperatus</i>	H.insp	NFES	0.43	0.763	0.045	0.241	0.519	0.129	3	2.4
<i>Hisonotus</i> sp.1	Hiso.1	NFES	0.312	0.657	0.039	0.236	0.773	0.135	3.2	2.4
<i>Hisonotus</i> sp.2	Hiso.2	NFES	0.382	0.708	0.037	0.31	0.833	0.117	4.2	2.4
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	H.unit	NFEC	0.7	0.586	0.054	0.077	1.483	0.194	25	3.4
<i>Hoplias malabaricus</i>	H.mala	NFEC	0.565	0.686	0.033	0.119	1.095	0.205	49	4.5
<i>Hoplosternum littorale</i>	H.litt	NFEC	0.329	0.518	0.033	0.069	1.544	0.24	15.8	2.7
<i>Hyphessobrycon anisitsi</i>	H.anis	NFES	0.572	0.594	0.088	0.105	2.955	0.292	3	3
<i>Hyphessobrycon eques</i>	H.eque	NFES	0.626	0.617	0.086	0.072	1.804	0.32	4	3.1
<i>Hypostomus albopunctatus</i>	H.albo	NFEC	0.45	0.797	0.037	0.236	1.818	0.161	27	2

Tabela A2. Continuação...

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Hypostomus ancistroides</i>	H.anci	NFEC	0.261	0.753	0.029	0.233	1.751	0.154	21	2
<i>Hypostomus cochliodon</i>	H.coch	NFEC	0.27	0.663	0.025	0.262	2.143	0.179	23	2.1
<i>Hypostomus iheringii</i>	H.iher	NFEC	0.361	0.77	0.055	0.226	2.016	0.137	11.6	2.3
<i>Hypostomus regani</i>	H.rega	NFEC	0.382	0.808	0.048	0.229	1.594	0.157	17	2
<i>Hypostomus strigaticeps</i>	H.stri	NFEC	0.475	0.817	0.045	0.247	2.08	0.145	15	2.2
<i>Imparfinis mirini</i>	I.miri	NFES	0.719	0.78	0.034	0.161	1.865	0.114	8.5	3
<i>Imparfinis schubarti</i>	I.schu	NFES	0.611	0.936	0.034	0.133	1.29	0.13	9.3	3
<i>Leporellus vittatus</i>	L.vitt	NFES	0.309	0.563	0.034	0.172	3.611	0.177	30	2.3
<i>Leporinus elongatus</i>	L.elon	MLFE	0.314	0.561	0.036	0.095	2.12	0.218	39.8	2
<i>Leporinus friderici</i>	L.frid	NFES	0.366	0.53	0.049	0.091	2.925	0.233	40	3.3
<i>Leporinus lacustris</i>	L.lacu	NFES	0.288	0.509	0.047	0.075	2.407	0.266	20.3	3.7
<i>Leporinus macrocephalus</i>	L.macr	MLFE	0.343	0.54	0.036	0.092	1.627	0.269	60	2
<i>Leporinus obtusidens</i>	L.obtu	MLFE	0.361	0.574	0.035	0.118	2.081	0.257	76	2
<i>Leporinus octofasciatus</i>	L.octo	NFES	0.299	0.568	0.049	0.087	1.565	0.226	23.5	2
<i>Leporinus striatus</i>	L.stri	NFES	0.269	0.52	0.053	0.107	3.462	0.21	25	2
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	L.plat	NFEC	0.399	0.829	0.025	0.413	1.648	0.12	30	2.5
<i>Melanorivulus apiamici</i>	M.apia	NFES	0.429	0.61	0.052	0.106	0.656	0.149	3	3.1

Tabela A2. Continuação...

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Metynnis lippincottianus</i>	M.lipp	NFES	0.482	0.634	0.07	0.068	3.585	0.583	14.9	2.9
<i>Moenkhausia bonita</i>	M.boni	NFES	0.645	0.643	0.079	0.091	2.475	0.248	4.4	3.3
<i>Moenkhausia forestii</i>	M.fore	NFES	0.635	0.603	0.077	0.071	2.689	0.353	3.8	3
<i>Moenkhausia intermedia</i>	M.inte	NFES	0.487	0.662	0.071	0.084	4.419	0.263	8	2.7
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	M.sanc	NFES	0.542	0.585	0.083	0.071	2.377	0.357	7	3
<i>Oligosarcus pintoii</i>	O.pint	NFES	0.715	0.63	0.084	0.087	2.303	0.269	8.4	3.5
<i>Ossancora eigenmanni</i>	O.eige	NFES	0.343	0.732	0.046	0.107	2.502	0.216	10.2	2.8
<i>Parodon nasus</i>	P.nasu	NFES	0.329	0.643	0.039	0.122	2.835	0.195	12.7	2.3
<i>Phalloceros harpagos</i>	P.harp	NFI	0.33	0.603	0.064	0.234	0.738	0.238	3.4	3
<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i>	P.tene	NFES	0.513	0.89	0.018	0.142	2.222	0.096	6.7	3.2
<i>Piabina argentea</i>	P.arge	NFES	0.52	0.651	0.072	0.109	2.018	0.23	6.8	3
<i>Pimelodella avanhandavae</i>	P.avan	NFES	0.481	0.677	0.037	0.167	2.83	0.135	12.5	3.5
<i>Pimelodella gracilis</i>	P.grac	NFES	0.526	0.756	0.049	0.167	2.06	0.151	18	3.2
<i>Pimelodella taenioptera</i>	P.taen	NFES	0.605	0.66	0.049	0.156	1.24	0.133	12.1	3.6
<i>Pimelodus maculatus</i>	P.macu	MLFE	0.462	0.692	0.048	0.123	3.566	0.218	36	2.9
<i>Poecilia reticulata</i>	P.reti	NFI	0.488	0.664	0.065	0.257	0.886	0.211	3.5	3.2
<i>Prochilodus lineatus</i>	P.line	MLFE	0.534	0.481	0.033	0.116	3.682	0.32	59.2	2.2

Tabela A2. Continuação...

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Psellogrammus kennedyi</i>	P.kenn	NFES	0.567	0.626	0.07	0.059	2.115	0.372	5.9	3
<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	P.mang	NFES	0.642	0.882	0.015	0.117	1.561	0.205	34.5	3.9
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	P.corr	MLFE	0.762	0.725	0.021	0.05	2.675	0.14	114	4.5
<i>Pyrrhulina australis</i>	P.aust	NFEC	0.524	0.718	0.069	0.135	0.913	0.2	5	3.2
<i>Pyxiloricaria menezesi</i>	P.mene	NFEC	0.308	0.79	0.034	0.472	1.381	0.086	14	2.4
<i>Rhamdia quelen</i>	R.quel	NFES	0.56	0.734	0.036	0.146	1.714	0.192	47.4	3.2
<i>Rineloricaria lanceolata</i>	R.lanc	NFEC	0.264	0.827	0.025	0.44	1.567	0.076	9.5	2.4
<i>Rineloricaria sp.</i>	Rine	NFEC	0.258	0.756	0.016	0.495	1.343	0.091	8.6	2.4
<i>Roeboides descavadensis</i>	R.desc	NFES	0.698	0.613	0.059	0.062	2.901	0.339	8.9	3.3
<i>Salminus brasiliensis</i>	S.bras	MLFE	0.644	0.707	0.029	0.103	1.789	0.219	100	3.8
<i>Salminus hilarii</i>	S.hila	MLFE	0.594	0.667	0.038	0.091	1.985	0.229	50	3
<i>Schizodon borellii</i>	S.bore	NFES	0.258	0.54	0.04	0.095	2.369	0.248	30	2.5
<i>Scoloplax empousa</i>	S.empo	NFES	0.375	0.765	0.024	0.224	0.397	0.106	2	2.8
<i>Serrapinnus heterodon</i>	S.hete	NFES	0.513	0.547	0.072	0.108	2.367	0.301	4.1	2.5
<i>Serrapinnus notomelas</i>	S.noto	NFES	0.517	0.546	0.078	0.082	1.893	0.307	3.6	2.2
<i>Serrapinnus sp.</i>	Serr	NFES	0.602	0.482	0.092	0.073	3.948	0.227	1.7	2.3
<i>Serrasalmus marginatus</i>	S.marg	NFEC	0.747	0.643	0.058	0.095	3.233	0.417	27	3.6

Tabela A2. Continuação...

Espécies	CE	ER	LRBo	PVO	ARO	CRPed	RACau	AlR	CTmax	NT
<i>Sorubim lima</i>	S.lima	MLFE	0.755	0.316	0.027	0.075	2.61	0.143	50.5	4.1
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	S.brevi	NFES	0.523	0.577	0.061	0.107	2.027	0.256	10.9	2
<i>Steindachnerina insculpta</i>	S.insc	NFES	0.438	0.57	0.055	0.108	2.511	0.242	10.6	2.1
<i>Sternopygus macrurus</i>	S.macr	NFEC	0.421	0.716	0.011	0.178	0	0.106	141	3.2
<i>Synbranchus marmoratus</i>	S.marm	NFEC	0.509	0.699	0.007	0	0	0.036	150	2.8
<i>Tatia neivai</i>	T.neiv	NFES	0.57	0.481	0.028	0.198	1.268	0.179	8.2	3.3
<i>Tilapia rendalli</i>	T.rend	NFEC	0.5	0.713	0.059	0.069	1.209	0.34	15	2.2
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	T.gale	NFI	0.66	0.602	0.045	0.049	1.422	0.234	22	3.1
<i>Trichomycterus</i> sp.	Trich	NFES	0.674	0.919	0.026	0.168	1.2	0.133	8	3.3