



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

GIOVANNI SAMPAIO PALHETA

**Desvendando o papel dos fatores ambientais e da capacidade de dispersão em
uma metacomunidade de peixes de riachos amazônicos**

Belém-PA
2019

GIOVANNI SAMPAIO PALHETA

**Desvendando o papel dos fatores ambientais e da capacidade de dispersão em
uma metacomunidade de peixes de riachos amazônicos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito para obtenção do título de mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

Orientador: Prof. Dr. Raphael Ligeiro B. Santos

Co-orientador: Prof. Dr. Luciano F. de A. Montag

Belém-PA
2019

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

P153d Palheta, Giovanni Sampaio

Desvendando o papel dos fatores ambientais e da capacidade de dispersão em
uma metacomunidade de peixes de riachos amazônicos / Giovanni Sampaio
Palheta. — 2019.

31 f. : il.

Orientador(a): Prof. Dr. Raphael Ligeiro B. Santos
Coorientador(a): Prof. Dr. Luciano F. de A. Montag
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém,
2019.

1. Peixe - Ecologia. 2. Animais - Dispersão. 3. Zoologia - Variação. 4.
Peixes - Populações. I. Título.

CDD 597.09811

GIOVANNI SAMPAIO PALHETA

**Desvendando o papel dos fatores ambientais e da capacidade de dispersão em
uma metacomunidade de peixes de riachos amazônicos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito para obtenção do título de mestre em Ecologia, avaliado pela comissão julgadora composta pelos membros:

Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará (UFPA) (Presidente)

Dra. Bárbara Dunck Oliveira
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dra. Cecília Gontijo Leal
Universidade de São Paulo (USP)

Dr. Gabriel Lourenço Brejão
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP)

Dr. Helder Mateus Viana Espírito Santo
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dra. Thaísa Sala Michelin
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Aprovado por parecer a distância. Apresentação pública em: 16 de abril de 2019.

Local da apresentação: SAT 1 Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pará.

AGRADECIMENTOS

A todos aqueles que contribuíram para desenvolver esta pesquisa, seja em qualquer grau de contribuição. Em especial aqueles que constituem a base que não permite que a formação de cientistas nesse país desmorone, a família.

À minha família, em particular meu avô Manoel, minha avó Elita, meus pais Danilo e Rosllene e minhas irmãs Jessyka e Julia por todo apoio na jornada acadêmica.

Aos meus orientadores Dr. Raphael Ligeiro e Dr. Luciano Montag, pela orientação, ideias e contribuições para o firme seguimento da dissertação, e pelos momentos de descontração fora da academia. Em especial a Dra. Naraiana Benone pela ajuda com os dados, análises e classificações de espécies. Agradeço por dar o seu melhor para a pesquisa e para formação de outros. Por acompanhar o progresso deste mero aprendiz na graduação e no mestrado.

Aos professores da pós-graduação e as bancas que contribuíram na minha formação e no melhoramento dos trabalhos.

Aos “Forasteiros” pela parceria na universidade e fora dela.

Aos pesquisadores, Bruno Prudente e Gilberto Nepomuceno, pela ajuda com os dados e classificação da ictiofauna.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação da UFPA, sobretudo ao pessoal do “museuzinho”: Híngara, Giba, Cléo, Begot, Calebe, Mendes, Pamela, Sara, Maria “Shak”, Analu e Lidia pelas conversas sobre os desafios da pós-graduação, conversas divertidas no dia-dia, discussões científicas, dúvidas bobas e pela companhia no restaurante universitário.

A Thiely O. Garcia e ao Fernando de Carvalho pela parceria nesse 1 ano de convivência, troca de experiências acadêmicas e de vida, essenciais para o desenvolvimento da dissertação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo concedida.

À Universidade Federal do Pará pela estrutura e aos servidores que a compõem.

Muito obrigado!

“A História está repleta de pessoas que, como resultado do medo, ou por ignorância, ou por cobiça de poder, destruíram conhecimentos de imensurável valor que em verdade pertenciam a todos nós. Nós não devemos deixar isso acontecer de novo.”

Carl Sagan

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
INTRODUÇÃO	9
MATERIAL E MÉTODOS	11
Área de estudo	11
Delineamento amostral e mensuração das variáveis ambientais	12
Coleta de material biológico	14
Grupos de espécies de peixes	14
Distâncias fluviais	14
Análises estatísticas	15
RESULTADOS	15
Grupos de espécies de peixes	16
Variáveis ambientais	18
Distâncias fluviais	18
Partição da variância (RDA/pRDA)	18
DISCUSSÃO	19
CONCLUSÃO	22
REFERÊNCIAS	23
ANEXOS	28

Desvendando o papel dos fatores ambientais e da capacidade de dispersão em uma metacomunidade de peixes de riachos amazônicos

RESUMO

A teoria de metacomunidade sustenta que fatores locais e regionais moldam a estrutura de comunidades locais, ajudando a explicar padrões de abundância e distribuição da biodiversidade. Procedimentos de desconstrução de comunidades em termos de habilidade de dispersão, podem ser úteis no entendimento mais claro da influência desses fatores. Neste estudo, buscamos responder a seguinte pergunta: Como as características de habitats locais e as distâncias espaciais estruturam metacomunidades de peixes em riachos amazônicos? Testamos i) se comunidades de peixes com alta capacidade de dispersão são estruturadas por efeitos de massa, respondendo a variáveis ambientais e espaciais na mesma proporção, e ii) se comunidades de peixes com baixa capacidade de dispersão são estruturadas por seleção de espécies, respondendo apenas às variáveis ambientais locais considerando riachos heterogêneos entre si. Coletamos os peixes no período seco de 2012 e 2013 em 36 riachos na Amazônia oriental, amostrando um trecho de 150 m em cada riacho. Redes de mão foram utilizadas para captura ativa, empregando 6 horas de coleta com dois coletores. Seguindo um protocolo padronizado, mensuramos também as variáveis do habitat em cada riacho. Geramos vetores espaciais por meio de uma análise PCNM utilizando uma matriz de distâncias fluviais entre os pontos. Classificamos os peixes em grupos de alta e baixa capacidade dispersão com auxílio da literatura e opinião de especialistas. Os efeitos das matrizes (ambiental e espacial) sobre a composição das assembleias de peixes foram avaliados através de uma partição de variância (baseada em RDA) e posterior análise de variância. Coletamos 13.975 indivíduos de 53 espécies pertencentes a 20 famílias e sete ordens. Doze espécies foram consideradas com alta capacidade de dispersão, 40 foram consideradas de baixa capacidade e uma indefinida por ser parasita. Verificamos que o grupo de peixes com alta capacidade de dispersão respondeu aos fatores ambientais e espaciais conjuntamente, e o grupo com baixa capacidade de dispersão respondeu principalmente aos fatores ambientais com baixa influência do espaço. Concluímos que o modo de dispersão dos peixes afetou a estruturação da metacomunidade. Em geral, os grupos foram afetados principalmente por características dos habitats locais, com influência do espaço em ambos os casos com diferentes intensidades, concordando com os modelos de seleção de espécies e efeitos de massa.

Palavras-chave: Partição de variância, seleção de espécies, efeito de massa.

Unravelling the role of environmental factors and dispersal capacity in a metacommunity of Amazonian stream fish

ABSTRACT

Metacommunity theory holds that local and regional factors shape the structure of local communities, helping to explain patterns of biodiversity abundance and distribution. Community deconstruction procedures may be useful in the clearer understanding of the influence of these factors. In this study, we sought to answer the following question: How do local habitat characteristics and spatial distances structure fish metacommunities in Amazonian streams? We tested i) if fish communities with high dispersal capacity are structured by mass effects, responding to environmental and spatial variables in the same proportion, and ii) if fish communities with low dispersal capacity are structured by species sorting, responding only to local environmental variables considering heterogeneous streams between them. Fish collections were carried out in the dry season of 2012 and 2013 in 36 streams, sampling a stretch of 150m in each stream. Hand nets were used for active capture, using 6 hours of collection with two collectors, following a standard protocol. We also measured the environmental variables in each stream. We generated spatial vectors by means of a PCNM analysis using a river distance matrix between points. The fish were classified into groups of high and low dispersion capacity with the help of literature and expert opinion. The effects of matrices (environmental and spatial) on the composition of fish assemblages were evaluated through a variance partition (based on RDA) and subsequent analysis of variance. We collected 13,975 individuals from 53 species belonging to 20 families and seven orders. Twelve species were considered as having high dispersion capacity, 40 were considered low capacity and one indefinite because it is parasitic. We verified that the group of fish with high dispersion capacity responded to environmental and spatial factors together, and the group with low dispersion capacity responded mainly to environmental factors, with low spatial influence. We conclude that the mode of fish dispersion affected the structuring of the metacommunity. In general, the groups were affected mainly by local habitat characteristics, with space influence in both cases with different intensities, agreeing with the models of species selection and mass effects.

Keywords: Partition of variance, species sorting, mass effects.

INTRODUÇÃO

A teoria de metacomunidades sustenta que tanto fatores locais quanto regionais moldam a estrutura de comunidades, o que ajuda a explicar as relações entre espécies, os padrões de abundância e a distribuição da biodiversidade (Logue et al., 2011). Por definição, uma metacomunidade é um conjunto de comunidades locais unidas por dispersão de indivíduos de diferentes espécies, que podem interagir de diversas formas entre si (Wilson, 1992; Leibold et al., 2004).

As interações entre as comunidades locais e a coexistência de espécies podem ser explicadas por quatro perspectivas (Leibold et al., 2004); dinâmicas de manchas (*patch dynamics*), modelo neutro (*neutral model*), efeitos de massa (*mass effects*) e seleção de espécies (*species sorting*). Apesar dos modelos de dinâmica de manchas e efeitos de massa terem sido considerados casos particulares do modelo de seleção de espécies (Winegardner et al., 2012), os quatro modelos clássicos ainda são utilizados para o entendimento de metacomunidades, sendo estes aplicáveis para qualquer organismo independente da escala espacial (Braga et al., 2017).

Tanto o modelo de dinâmicas de manchas quanto o modelo neutro assumem que as manchas de habitat (*patches*) são idênticas, ou seja, não apresentam diferenças ambientais relevantes entre si. Dessa maneira, a dissimilaridade das espécies entre esses locais depende principalmente de fatores regionais em maior extensão geográfica como a dispersão (Leibold et al., 2004). No modelo de dinâmicas de manchas as espécies apresentam um *trade-off* em relação às suas habilidades de colonização e competição, diferindo do modelo neutro, que não assume nenhuma diferença competitiva entre as espécies (Heino, 2013). Nos modelos de seleção de espécies e efeitos de massa, considera-se que as comunidades locais são estruturadas tanto por fatores ambientais locais quanto regionais (dispersão) devido, ao menos em parte, às diferenças ambientais existentes entre os locais (Leibold et al., 2004). Por considerar variação ambiental, um dos fatores preponderantes para variação biológica, esses dois modelos foram os mais prevalentes em estudos de metacomunidades (Cottenie, 2005; Logue et al., 2011).

No modelo de efeitos de massa, assume-se que existem elevadas taxas de dispersão entre locais próximos, e as espécies podem se estabelecer em locais ambientalmente inadequados devido à constante imigração de indivíduos provenientes de ambientes vizinhos mais produtivos (Leibold et al., 2004). Nesse caso, altas taxas de dispersão entre locais podem homogeneizar comunidades vizinhas, dada a importância das distâncias espaciais como um fator limitante para o estabelecimento das espécies em locais mais distantes (Leibold et al., 2004; Heino et al., 2015).

Em uma metacomunidade estruturada por seleção de espécies, assume-se que os ambientes são heterogêneos, sendo assim, as assembleias são estruturadas por processos baseados em nicho (Leibold et al., 2004). Desse modo, os diferentes tipos de ambientes causam diferenças na composição das comunidades locais devido às especificidades ecológicas das espécies às condições ambientais

de cada um. Para isso ocorrer plenamente, a capacidade de dispersão das espécies deve ser suficiente para elas colonizarem locais com condições ambientais mais propícias (Leibold et al., 2004; Heino, 2013).

Estudos recentes em ecologia de comunidades têm concentrado esforços no entendimento de como os fatores ambientais locais e fatores espaciais em escala regional atuam na estruturação de comunidades de organismos aquáticos de água doce, como, por exemplo, macroinvertebrados (Grönroos et al., 2013; Tolonen et al., 2018), macrófitas (Alahuhta et al., 2018) e peixes de riachos (Cetra et al., 2017; Benone et al., 2018), além de estudos que envolvem várias assembleias (Padial et al., 2014; Heino et al., 2017; Göthe et al., 2017). As assembleias de peixes podem ser um bom modelo para estudos de metacomunidades pois são restritos ao meio aquático e possuem capacidade de deslocamento variável, sendo vantajoso analisar a estrutura e distribuição das assembleias em escala de bacia de drenagem. Nas regiões tropicais os estudos com esse grupo são favorecidos pela alta abundância de indivíduos e riqueza de espécies (Cetra et al., 2017; Pérez-Mayorga et al., 2017).

Em sistemas aquáticos como os riachos, a importância relativa de fatores ambientais e espaciais na estruturação de uma metacomunidade depende tanto da heterogeneidade ambiental e extensão espacial, quanto dos atributos das espécies tais como o modo e a capacidade de dispersão (Grönroos et al., 2013; Heino, 2013). Assim, a explicação da composição das metacomunidades de peixes de água doce pode estar associada à importância da relação entre a capacidade de dispersão das espécies e o ambiente e/ou distâncias espaciais. Se esses dois fatores em conjunto explicarem a distribuição de peixes em diferentes locais, isso pode configurar a existência de um efeito de massa (Cetra et al., 2017). Nesses casos, as altas taxas de dispersão de indivíduos entre locais vizinhos ocorrem independente das condições ambientais das manchas de habitat podendo, dessa forma, mascarar a influência da seleção de espécies (Heino et al., 2015). Por outro lado, se apenas as condições ambientais explicarem a distribuição de peixes nos diferentes locais, pode indicar que as espécies da comunidade ao se dispersarem mantêm suas preferências de habitat, o que determina o modelo de seleção de espécie (Cetra et al., 2017).

Os modelos de metacomunidade atuantes podem diferir entre grupos de uma determinada espécie com diferentes atributos, tais como tipo de alimentação, tamanho, forma do corpo e modos de dispersão. Isso levou alguns estudos com organismos aquáticos, incluindo a ictiofauna, a testarem hipóteses considerando a desconstrução, ou seja, a divisão das comunidades (e.g., Thompson e Townsend, 2006; De Bie et al., 2012; Algarte et al., 2014; Pérez-Mayorga et al., 2017), no intuito de desvendar os fatores responsáveis pela sua estruturação. Com esse método, torna-se possível identificar padrões e processos que podem não ser detectados ao investigar a comunidade como um todo (Algarte et al., 2014; Vilmi et al., 2017). Portanto, contribui para uma maior compreensão de padrões ecológicos e de processos em escala local e regional (Vilmi et al., 2017).

Estudos atuais sobre a dinâmicas da metacomunidade reconhecem que a dispersão e as condições ambientais não são mutuamente exclusivas, podendo afetar simultaneamente a estrutura das comunidades locais (Logue et al., 2011). Assim, diante aos expostos, objetivamos responder a seguinte pergunta; como as características de habitats locais e as distâncias espaciais estruturam as metacomunidades de peixes em riachos amazônicos? Para isso, desconstruiremos a comunidade em grupos de espécies com alta e baixa capacidade de dispersão. Nossas hipóteses são: i) Comunidades de peixes com alta capacidade de dispersão são estruturadas por efeitos de massa, respondendo a variáveis ambientais e espaciais simultaneamente, pois podem se deslocar para diversos locais da rede fluvial independente das condições ambientais; ii) Comunidades de peixes com baixa capacidade de dispersão são estruturadas por seleção de espécies, respondendo apenas às variáveis ambientais locais, considerando que elas ainda possuem suficiente capacidade de dispersão para alcançar habitats propícios dentro da bacia.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A região de estudo situa-se na bacia do rio Capim, na porção nordeste do Estado do Pará, Amazônia Oriental (Figura 1). Esta região está situada no município de Paragominas, onde possui remanescentes florestais íntegros, embora esteja em parte localizada em áreas de extração de madeira de impacto reduzido. Estudos apontaram que as áreas de extração de impacto reduzido tiveram efeito mínimo sobre a biota aquática em riachos (Calvão et al., 2016; Prudente et al., 2017), sendo consideradas áreas de boa qualidade ambiental.

A localidade estudada constitui um dos últimos remanescentes de floresta original da área de endemismo Belém. Essa área inclui todo o território situado desde o leste do rio Tocantins à Amazônia maranhense, onde se observa um elevado grau de ameaça antrópica e também uma alta biodiversidade (Almeida et al., 2013). A área em específico limita-se ao norte pelo rio Capim e ao sul pela bacia do rio Surubiju, sendo drenada por diversos riachos de cabeceira (Prudente et al., 2017). Possui clima tropical úmido, referente ao subtipo climático "Af" de acordo com a classificação Köppen-Geiger adaptada por Peel et al. (2007), com estação seca bem definida ocorrendo entre agosto e outubro. A região caracteriza-se por possuir vegetação ombrófila submontana densa (Veloso et al., 1991) e a topologia varia de plana a suavemente ondulada. A temperatura média anual é de 27,2°C, com precipitação média anual de 1.800 mm (Watrin e Rocha, 1992).

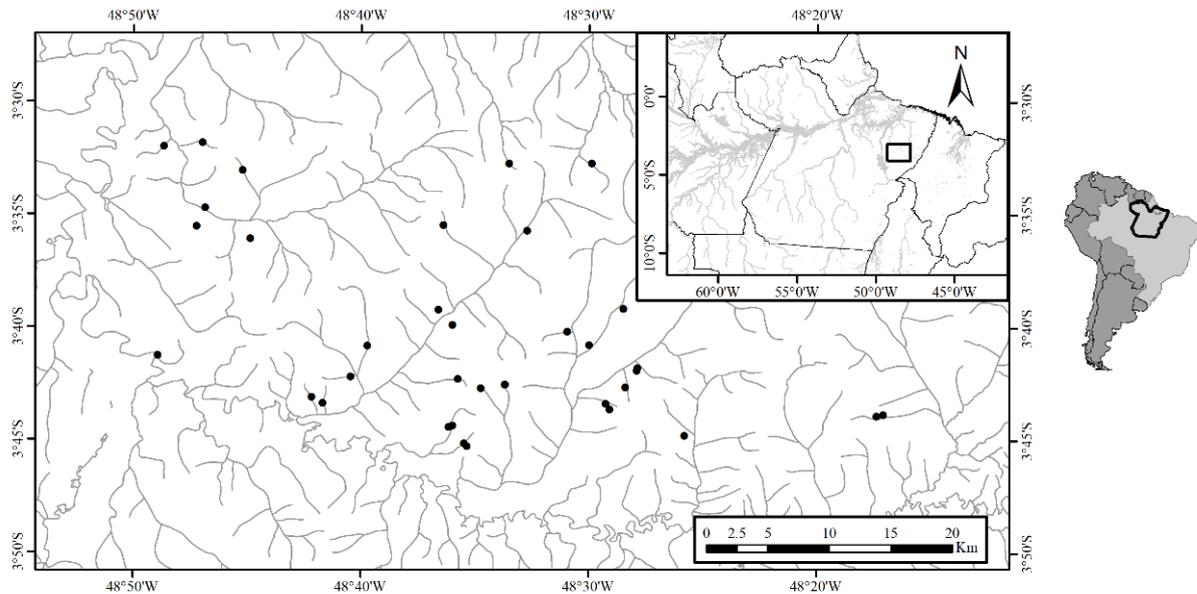


Figura 1. Os pontos pretos no mapa indicam a localização dos 36 riachos de cabeceira amostrados na bacia do Capim, Pará, Brasil. Os pontos também indicam amostras em riachos independentes.

Delineamento amostral e mensuração das variáveis ambientais

Utilizamos dados de 36 riachos de primeira e segunda ordem (Strahler, 1953) (Figura 1). Os dados foram coletados durante o período de seca, entre agosto e outubro de 2012 e 2013. O período escolhido visou uma amostragem mais eficiente da estrutura do habitat físico e da assembleia de peixes (Peck et al., 2006). A seleção dos pontos amostrais baseou-se na acessibilidade dos locais, considerando apenas uma amostra por riacho. Seguimos um protocolo de caracterização do habitat físico de Peck et al. (2006), adaptado por Callisto et al. (2014).

Em cada ponto de coleta estabelecemos um trecho amostral de 150 metros de comprimento, dividido em onze transecções transversais nomeadas de A a K (A a jusante e K a montante), distanciados 15 metros entre si obtendo-se, dessa forma, dez seções longitudinais de mesmo tamanho (Figura 2).

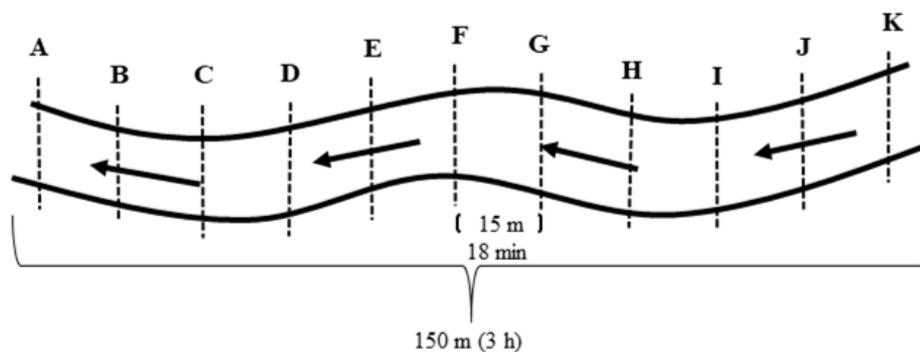


Figura 2. Esquema de amostragem. Em cada riacho foi demarcado um trecho de 150 metros, dividido em 10 seções de 15 metros cada. Em cada seção foi delimitado um tempo de coleta biológica, que partiu da jusante (transecção “A”) para a montante (até a transecção “K”).

A partir das variáveis ambientais mensuradas pelo protocolo e com base na literatura (Dias et al., 2010, Datry et al., 2016, Prudente et al., 2017, Ferreira et al., 2018), selecionamos 28 variáveis com capacidade de explicar a estrutura de assembleias de peixes em riachos (Anexo A). As características físico-químicas da água (temperatura, pH, condutividade, turbidez e oxigênio dissolvido) foram medidas em três pontos equidistantes no trecho de amostragem (A, F e K) utilizando uma sonda multiparâmetro (Horiba U50, Kyoto).

Em cada transecção, foram aferidas a largura molhada com fita métrica, e a cobertura do dossel no canal e nas margens (%), mensuradas com densiômetro esférico em seis pontos: direita, centro direita, centro montante, centro jusante, centro esquerda e esquerda. A cobertura de dossel total foi mensurada visualmente. Estimamos visualmente tipo de substrato e a imersão do substrato, de uma margem a outra em cinco pontos equidistantes em cada transecção: % substrato > 16mm, % cascalho fino, % areia, % sedimentos finos, % matéria orgânica, % serapilheira fina, % banco de folhas. Também mensuramos a disponibilidade total de abrigos naturais para peixes com pedaços grandes e pequenos de madeira, árvores vivas ou raízes, banco de folhas, vegetação suspensa, matacão, margem escavada) e presença de abrigo de margem escavada. Mensuramos visualmente a cobertura ripária total, pela cobertura proporcionada pela zona ripária em ambas as margens considerando os cinco metros anteriores e posteriores à transecção no sentido longitudinal do riacho, e uma extensão de dez metros a partir de cada margem e a proporção de solo exposto.

Ao longo de cada seção longitudinal a profundidade do talvegue mensuramos com um cano graduado, a parte mais profunda do riacho. Aferimos o número e volume de pedaços de madeira no leito considerando os que estão imersos na água e os que estão suspensos no riacho nas classes de diâmetro: 0,1-<0,3 m; 0,3-0,6 m; 0,6-0,8 m e >0,8 m, e com comprimento nas classes de: 1,5-5 m; 5-15 m; ou >15 m. A vazão foi medida considerando o tempo que um objeto flutuante levou para percorrer uma determinada distância. Isto, considerando a profundidade e largura molhada do trajeto que o objeto percorreu. Estimamos a heterogeneidade de fluxos visualmente e classificamos com base na ocorrência da sequência de fluxos: rápido, suave e piscina (valor 0 para fluxos com heterogeneidade mínima e 1 para heterogeneidade máxima). A proporção de piscinas também foi avaliada visualmente. As combinações de variáveis possibilitaram o cálculo de outras métricas, como razão largura-profundidade e % imersão canal e margens (Peck et al., 2006).

Coleta de material biológico

Os peixes foram amostrados com redes de mão (peneiras) circulares de 55 cm de diâmetro e malha de 2 mm. Este método ativo é aplicado tanto nas margens quanto no fundo dos riachos, o que dá acesso a diversos microhabitats. O esforço de amostragem foi de 18 minutos por pessoa, para cada uma das 10 seções longitudinais. Assim, no total foram 6 horas de coleta por riacho considerando dois coletores (Prudente et al., 2017; Ferreira et al., 2018). Nos peixes coletados foram aplicadas doses letais de anestésico Eugenol. Os peixes foram fixados em solução de formalina a 10% e após 48h, transferidas para álcool 70%. No laboratório, todos os espécimes foram contados e identificados ao menor nível taxonômico possível.

A amostragem foi realizada utilizando o número de licença 4681-1 concedido pela Autorização do Sistema e Informações sobre Biodiversidade - SISBIO. Os espécimes foram depositados na coleção ictiológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), em Belém no estado do Pará. A amostragem do material biológico está protocolada sob a Comissão de Ética de Uso Animal - CEUA nº 8293020418 (ID 000954), bem como de acordo com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA).

Grupos de espécies de peixes

A desconstrução das assembleias de peixes em grupos com alta e baixa capacidade de dispersão foi realizada com base na literatura sobre a biologia das espécies (Mol, 2012; Brejão et al., 2013; Zuanon et al., 2015; Van Der Sleen e Albert, 2018) e consulta a especialistas (Anexo B). Para essa classificação, buscamos as informações das espécies de peixes que melhor representassem suas capacidades de dispersão, envolvendo atributos de locomoção, comportamento e associação com o habitat. Quando não foi possível avaliar nível de espécie, consideramos informações de gênero e família.

Ainda que existam classificações similares baseadas em diversos atributos para inferir a capacidade de dispersão de peixes, como por exemplo, Olden et al. (2008) e Göthe et al. (2017), as informações sobre a ictiofauna amazônica são ainda muito incompletas (Rodrigues-Filho et al., 2018a). Devido à escassez e/ou inexistência dessas informações, propomos os seguintes critérios gerais para a separação das espécies: i) Alta capacidade de dispersão: natação ativa, presença de nado constante na coluna d'água, e ii) Baixa capacidade de dispersão: presença de cuidado parental, comportamento territorialista, associação ao substrato e hábito de enterrar-se.

Distâncias fluviais

A análise da conectividade espacial entre comunidades é essencial em estudos de metacomunidades e permite, até certo ponto, quantificar o papel da dispersão em grupos de

organismos. Para grupos como peixes, o cálculo de distâncias pode ser mais adequado seguindo o curso d'água, adotando o comprimento entre dois locais (Landeiro et al., 2011). Desse modo, foram calculadas as distâncias fluviais entre todos os pares de riachos amostrados.

Inicialmente construímos uma matriz de distância fluvial entre todos os pontos amostrais, utilizando a extensão *Network Analyst* no programa ArcGIS (Grönroos et al., 2013). A partir dessa matriz, as variáveis espaciais foram geradas através de uma análise de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM), criadas a partir das distâncias fluviais entre os riachos. Estas constituem uma classe especial de uma família de autofunções chamadas mapas de autovetores de Moran (MEM) (Legendre e Legendre 2012), que geram estruturas espaciais que podem representar processos como a dispersão (Borcard e Legendre 2002; Dray et al., 2006). As coordenadas principais associadas aos autovalores positivos e com I de Moran > 1 e $p < 0,05$ foram utilizadas como preditores espaciais.

Análises estatísticas

Foram utilizadas duas matrizes de preditores potenciais, uma ambiental e uma espacial (vetores da PCNM). De todas as 28 variáveis ambientais (Anexo A), foram primeiramente eliminadas variáveis com coeficiente de variação baixo ($CV \leq 10\%$), e as variáveis restantes foram submetidas a uma seleção *forward* (Blanchet et al., 2008) para selecionar as mais importantes para cada grupo de peixes. Após serem geradas pela PCNM, as variáveis espaciais também foram submetidas à seleção *forward* para selecionar aquelas mais importantes para cada grupo. Em todos os casos as abundâncias dos grupos foram primeiramente transformadas pelo método de Hellinger (Legendre e Gallagher, 2001).

Por fim, as abundâncias de peixes dos grupos considerados de alta e baixa capacidade de dispersão, (exceto *Paracanthopoma* sp) e os efeitos das duas matrizes preditoras (ambiental e espacial) foram avaliados através de uma análise de partição de variância, feitas a partir de análises de redundância (RDA) e análises de redundância parciais (pRDA) para cada grupo de peixes, comparando a importância dos determinantes ambientais e dos vetores espaciais para explicar a variabilidade de espécies. Para testar a significância de cada componente dentro da partição, foi feita uma análise de variância (ANOVA). As análises estatísticas foram feitas no programa R Core Team, (2017) versão 3.4.0, utilizando os pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2013), *PCNM* (Legendre et al., 2012) e *packfor* (Dray et al., 2013).

RESULTADOS

Um total de 13.975 indivíduos foram coletados, representando 53 espécies pertencentes a 20 famílias e sete ordens. As espécies mais abundantes foram *Hyphessobrycon heterorhabdus* (Characiformes: Characidae), com 6.575 indivíduos e *Apistogramma* gr. *regani* (Cichliformes:

Cichlidae), com 1.430 indivíduos. Essas duas espécies corresponderam juntas a 57,2% do total capturado (Tabela 1).

Grupos de espécies de peixes

Das 53 espécies, 12 foram consideradas de alta capacidade de dispersão e 40 de baixa (Tabela 1). A espécie *Paracanthopoma* sp. foi retirada das análises por ser parasita, podendo variar sua locomoção conforme a espécie hospedeira.

Tabela 1. Abundância das espécies de peixes de riachos (N°) com a classificação nos grupos de alta e baixa capacidade de dispersão

Táxon	N°	Dispersão
Characiformes		
Characidae		
<i>Bario steindachneri</i> (Eigenmann, 1893)	3	Alta
<i>Hemigrammus bellottii</i> (Steindachner, 1882)	200	Alta
<i>Hemigrammus ocellifer</i> (Steindachner, 1882)	36	Alta
<i>Hyphessobrycon heterorhabdus</i> (Ulrey, 1894)	6575	Alta
<i>Knodus victoriae</i> (Steindachner, 1907)	1	Alta
<i>Moenkhausia comma</i> Eigenmann, 1908	7	Alta
<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther, 1864)	9	Alta
Crenuchidae		
<i>Characidium etheostoma</i> Cope, 1872	61	Baixa
<i>Crenuchus spilurus</i> Günther, 1863	25	Baixa
<i>Microcharacidium weitzmani</i> Buckup, 1993	684	Baixa
Erythrinidae		
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	478	Alta
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	27	Baixa
Gasteropelecidae		
<i>Carnegiella strigata</i> (Günther, 1864)	1	Baixa
Iguanodectidae		
<i>Bryconops</i> aff. <i>caudomaculatus</i>	1	Alta
<i>Iguanodectes rachovii</i> Regan, 1912	861	Alta
Lebiasinidae		
<i>Copella arnoldi</i> (Regan, 1912)	284	Baixa
<i>Nannostomus trifasciatus</i> Steindachner, 1876	43	Baixa
<i>Pyrrhulina</i> aff. <i>brevis</i>	859	Baixa
Cyprinodontiformes		
Cynolebiidae		
<i>Anablepsoides urophthalmus</i> Günther, 1866	340	Baixa
Gymnotiformes		

Gymnotidae

<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus 1758	6	Baixa
<i>Gymnotus coropinae</i> Crampton & Albert, 2003	198	Baixa
<i>Gymnotus</i> sp.	88	Baixa

Hypopomidae

<i>Brachyhypopomus</i> sp.1	308	Baixa
<i>Brachyhypopomus</i> sp.2	4	Baixa
<i>Brachyhypopomus</i> sp.3	11	Baixa
<i>Microsternarchus bilineatus</i> Fernández-Yépez, 1968	26	Baixa

Rhamphichthyidae

<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> Géry & Vu-Tân-Tuê, 1964	305	Baixa
<i>Hypopygus lepturus</i> Hoedeman, 1962	15	Baixa

Sternopygidae

<i>Eigenmannia</i> sp.	1	Baixa
<i>Sternopygus macrurus</i> Bloch & Schneider, 1801	1	Baixa

Cichliformes**Cichlidae**

<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	189	Baixa
<i>Apistogramma</i> gr. <i>regani</i>	1430	Baixa
<i>Apistogramma agassizii</i> (Steindachner, 1875)	24	Baixa
<i>Crenicichla</i> gr. <i>saxatilis</i>	107	Baixa
<i>Crenicichla regani</i> (Ploeg, 1989)	1	Baixa
<i>Crenicara</i> sp.	2	Baixa
<i>Nannacara taenia</i> Regan, 1912	118	Baixa

Siluriformes**Auchenipteridae**

<i>Tetranematichthys wallacei</i> Vari & Ferraris, 2006	1	Baixa
---	---	-------

Callichthyidae

<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	6	Baixa
<i>Megalechis picta</i> (Muller & Troschel, 1848)	1	Baixa
<i>Megalechis thoracata</i> (Valenciennes, 1840)	2	Baixa

Cetopsidae

<i>Denticetopsis epa</i> Vari, Ferraris & de Pinna, 2005	10	Alta
<i>Helogenes marmoratus</i> Günther, 1863	386	Baixa

Doradidae

<i>Acanthodoras cataphractus</i> Linnaeus, 1758	1	Baixa
---	---	-------

Heptapteridae

<i>Mastiglanis asopos</i> Bockmann, 1994	7	Baixa
<i>Pimelodella</i> sp.	6	Alta
<i>Rhamdia muelleri</i> (Günther, 1864)	12	Baixa

Loricariidae		
<i>Farlowella platoryncha</i> Retzer & Page, 1997	5	Baixa
Pseudopimelodidae		
<i>Batrochoglanis raninus</i> (Valenciennes 1840)	3	Baixa
Trichomycteridae		
<i>Ituglanis amazonicus</i> (Steindachner, 1882)	87	Baixa
<i>Paracanthopoma</i> sp	23	Indeterminado
<i>Potamoglanis hasemani</i> (Eigenmann, 1914)	73	Baixa
Synbranchiformes		
Synbranchidae		
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	23	Baixa
Total	13.975	

Variáveis ambientais

Das 28 variáveis ambientais inicialmente consideradas; temperatura, cobertura do dossel no canal e a cobertura do dossel nas margens foram retiradas por terem baixo coeficiente de variação entre os riachos ($CV \leq 10\%$). A análise *forward* feita com as 25 variáveis restantes selecionou as seguintes variáveis para o grupo de peixes com alta capacidade de dispersão: largura molhada, profundidade do talvegue e % cascalho fino. Para o grupo de peixes com baixa capacidade de dispersão foram selecionadas as variáveis de: margem escavada, largura molhada, % sedimentos finos, % piscinas, % imersão canal e margens e oxigênio dissolvido.

Distâncias fluviais

Foram geradas cinco variáveis espaciais com autovalores positivos através da PCNM, criadas a partir das distâncias fluviais entre riachos. Apenas as três primeiras variáveis (PCNM1, PCNM2 e PCNM3) tiveram I de Moran > 1 e $p < 0,05$ e destas, a análise *forward* selecionou apenas uma variável espacial (PCNM1) para os dois grupos de peixes. As primeiras variáveis espaciais (por exemplo, PCNM1, PCNM2 e PCNM3) representam relações entre os locais que ocorrem em escalas espaciais mais amplas, já as últimas representam relações em escalas menores.

Partição da variância (RDA/pRDA)

O grupo de espécies de peixes com alta capacidade de dispersão foi influenciado de maneira similar pelas variáveis ambientais locais ($Adj-R^2 = 0,15$, $p < 0,05$) e pelos vetores espaciais ($Adj-R^2 = 0,11$, $p < 0,05$). Segundo a partição de variância, as variáveis preditoras explicaram 31% da variação encontrada. Aproximadamente 68% da variabilidade não foi explicada pelo modelo (Figura 3A). Já as espécies de peixes com baixa capacidade de dispersão foram influenciadas principalmente pelas variáveis ambientais ($Adj-R^2 = 0,41$, $p < 0,05$), com uma baixa influência da estrutura espacial ($Adj-$

$R^2 = 0,06$, $p < 0,05$). O modelo da análise de redundância parcial explicou 48% da variação encontrada. Os resíduos deste modelo somaram 52% (Figura 3B).

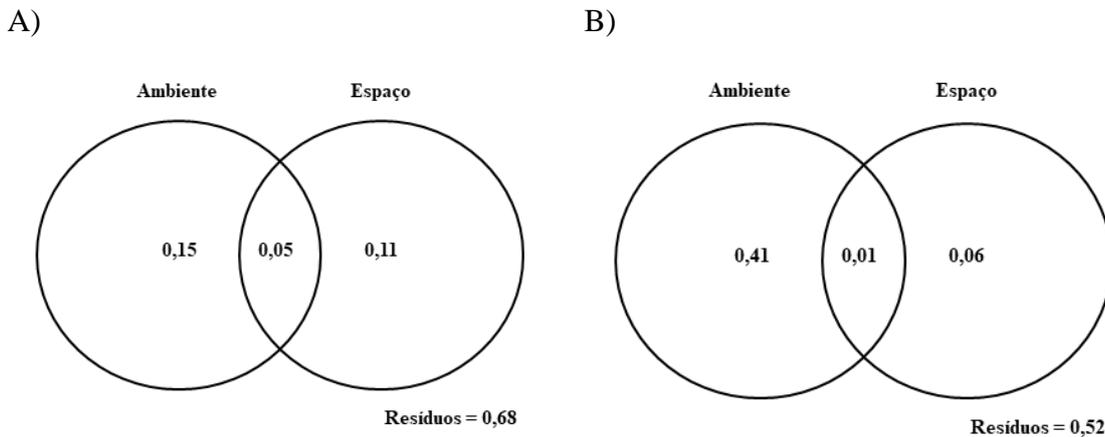


Figura 3. Análise de partição de variância do grupo de peixes com alta capacidade de dispersão (A) e baixa capacidade de dispersão (B) estruturados pelas variáveis ambientais (ambiente) e pelos vetores da PCNM (espaço).

DISCUSSÃO

Nesse estudo, procuramos desvendar como a metacomunidade de peixes desconstruída em grupos com diferentes habilidades de dispersão responderam aos efeitos do ambiente e do espaço, dessa forma inferindo em relação aos modelos de metacomunidade (seleção de espécies e efeitos de massa) atuantes em riachos da Amazônia oriental. Verificamos que o grupo de peixes com alta capacidade de dispersão respondeu aos fatores ambientais e espaciais simultaneamente, e o grupo de peixes com baixa capacidade de dispersão respondeu principalmente ao ambiente, com uma baixa influência do espaço, corroborando em parte nossas hipóteses iniciais.

Diversos trabalhos que testam os efeitos do ambiente e do espaço na biota de água doce mostraram que as condições ambientais são o principal fator que estruturam bactérias (Van Der Gucht et al., 2007), macroinvertebrados (Tolonen et al., 2018) e peixes (Terra et al., 2016; Benone et al., 2018). Já em estudos específicos de metacomunidades com a desconstrução de espécies em grupos, como é o caso deste, observou-se que hora o ambiente e hora o espaço foram os fatores estruturantes para distintos grupos biológicos. Houve forte influência do ambiente para algas perifíticas em planície de inundação (Algarte et al., 2014), forte influência do espaço para microalgas em lago (Vilmi et al., 2017) e influência do ambiente e espaço para invertebrados e anuros em piscinas rochosas (Castillo-Escrivà et al., 2017). Esses estudos atribuem maior ou menor influência das variáveis preditoras, as taxas, modos de dispersão e conectividade do meio. Em nosso estudo, o ambiente e espaço influenciaram em conjunto os peixes de riachos desconstruídos em grupos. Percebemos que os

diferentes organismos quando desconstruídos, demonstram ser estruturados por mais modelos de metacomunidades.

A desconstrução da metacomunidade de invertebrados em grupos de alta e baixa capacidade de dispersão, por exemplo, auxiliou na compreensão dos efeitos ambientais locais e de dispersão na região em diferentes níveis de hierarquia fluvial, em riachos em uma área de planalto nos Estados Unidos (Brown e Swan 2010). Os autores notaram que as comunidades foram afetadas primariamente por condições locais (seleção de espécies) em riachos de menor ordem. Em maiores ordens, as comunidades foram norteadas por efeitos locais e regionais (efeitos de massa).

O “poder” da seleção de espécies (Van Der Gucht et al., 2007) é consistente para diversos grupos de organismos com diferentes capacidades de dispersão, como algas perifíticas (Algarte et al., 2014), invertebrados (Grönroos et al., 2013) e peixes (Pérez-Mayorga et al., 2017; López-Delgado et al., 2019). Aqui, em conformidade, os dois grupos de peixes do nosso estudo indicaram serem estruturados por seleção de espécies (forte efeito ambiental), mas também estruturados por efeitos de massa, (efeito espacial) consistente com os achados de Cetra et al. (2017) para peixes de riacho. Em nosso estudo, os peixes com alta capacidade de dispersão foram influenciados majoritariamente pelos fatores ambientais (15%) e de modo quase equivalente pela estrutura espacial (11%). Para os peixes com baixa capacidade de dispersão, os fatores ambientais explicaram a maior parte da variação (41%), enquanto a distância espacial mostrou pequena explicação (6%), embora significativa, indicando que as condições de habitats locais e a dispersão estruturam os grupos com diferentes intensidades. Corroboramos dessa forma, os efeitos do ambiente e do espaço observados para metacomunidades de peixes neotropicais (Cetra et al., 2017), sobretudo para a Amazônia (Pérez-Mayorga et al., 2017). O maior efeito ambiental para o grupo de baixa capacidade de dispersão deve-se provavelmente a estabilidade das espécies com baixo deslocamento fazendo com que as variáveis locais filtrem a ocorrência dessas espécies sobrepondo o efeito da dispersão.

Já foi observado que assembleias de distintos grupos de organismos em sua maioria são estruturados por condições ambientais e espaciais conjuntamente, sugerindo a atuação dos modelos de seleção de espécies e efeitos de massa também em conjunto (Cottenie, 2005). Este fato reforça que os modelos atuam de forma integrada, onde ambiente e espaço desempenham papéis mútuos na estruturação de metacomunidades (Leibold et al., 2004; Thompson e Townsend, 2006). Além disso, a utilização de atributos das espécies em estudos, tais como forma do corpo e a capacidade de dispersão, favorece o entendimento de como os organismos respondem ao ecossistema em que estão (Cottenie, 2005).

Nos peixes estudados, o grupo com alta capacidade de dispersão mostrou ser influenciado pelas variáveis ambientais locais de substrato (% cascalho fino), e morfologia do canal (largura molhada e profundidade do talvegue), em conformidade com vários estudos (Couto e Aquino 2011;

Roa-Fuentes e Casatti 2017; Zbinden e Matthews, 2017), mas foram também influenciados pela distância entre riachos (PCNM1). Considerando que as primeiras variáveis espaciais explicam relações espaciais ocorrendo em escalas espaciais mais amplas (Göthe et al., 2017; Vilmi et al., 2017), este efeito para o grupo indica possível limitação de dispersão, pois com o aumento da distância entre locais maior é essa limitação (Logue et al., 2011; Heino et al., 2015), o que pôde ser evidenciado pela explicação da partição de variância ao indicar que embora o grupo seja estruturado por seleção de espécies, também há limitação da dispersão e efeitos de massa.

Em riachos amazônicos, foi verificado que algumas espécies de peixes com ampla distribuição, como aqueles dos gêneros *Hyphessobrycon*, *Hemigrammus* e *Bryconops*, mostraram menor preferência pelo tamanho dos riachos ou pelas condições de fluxo, ocorrendo desse modo, em variados tipos de riachos (Mendonça et al., 2005). Em nosso estudo, a largura e profundidade dos riachos, por exemplo, mostraram-se variáveis importantes para o estabelecimento dessas espécies com alta capacidade de dispersão em diferentes locais. Isso pode ser um indício que estes peixes são mais tolerantes e persistem em habitats distintos, explicando a maior distribuição e dispersão ao longo da bacia (Mendonça et al., 2005). A tolerância a essas variáveis pode estar ligada ao fornecimento de indivíduos de comunidades próximas, embora as maiores distâncias os limitem conforme sugere o primeiro vetor espacial (PCNM1).

Observamos que o ambiente teve um efeito maior que o espaço sobre o grupo com alta capacidade de dispersão, por outro lado, Benone et al. (2018) observaram efeitos relevantes das distâncias para diversidade de peixes em riachos amazônicos apenas no período de cheia, no qual houve um aumento da conectividade em paralelo com a importância das condições ambientais. Desse modo, nota-se que distintas condições do habitat podem aumentar ou diminuir a importância dos fatores ambientais e espaciais para esses organismos dependendo do local estudado.

Para o grupo com baixa capacidade de dispersão fatores ambientais foram mais importantes, corroborando diversos estudos que apontam a influência destas condições sobre a ictiofauna, representadas aqui pela morfologia do canal (margem escavada, largura molhada), característica físico-químicas da água (oxigênio dissolvido) (Couto e Aquino, 2011; Roa-Fuentes e Casatti, 2017; Benone et al., 2018), tipo de substrato (% sedimentos finos, % imersão canal + margens), (Roa-Fuentes e Casatti, 2017, Leitão et al. 2018) e tipo de fluxo (% piscinas) (Bojsen e Barriga, 2002). Estas características do habitat explicam a estrutura da comunidade principalmente para as espécies das ordens Cichliformes e Gymnotiformes, todas do grupo baixa capacidade de dispersão. Além disso, Mendonça et al. (2005) constataram que espécies do gênero *Aequidens* e *Pyrrhulina*, por exemplo, consideradas aqui com baixa capacidade de dispersão, ocorreram principalmente em seções de fluxo lento com piscinas. É bem compreendido que peixes de riachos de cabeceiras tendem a ser

mais afetados pelas condições ambientais locais (Carvalho e Tejerina-Garro, 2015) e em nosso estudo parecem ter afetado substancialmente as espécies com menor capacidade de dispersão.

A maior riqueza de espécies no grupo com baixa capacidade de dispersão pode ser explicada pela maior complexidade do habitat e volume d'água de ambientes de piscina, devido a este ambiente contribuir para a maior disponibilidade de alimentos e nichos a serem explorados em comparação com ambientes de corredeira (Langeani et al., 2005). Além da diversidade de micro-habitats sustentada pela matéria proporcionada pela mata do entorno (Brejão et al., 2013). Em todo caso, as variáveis para este grupo parecem funcionar como fortes filtros seletivos nas cabeceiras (Carvalho e Tejerina-Garro, 2015), pois ainda que sejam capazes de deslocar-se por diferentes habitats, estas espécies de peixes na maioria das vezes têm taxas de dispersão diminuídas devido a própria área de drenagem ser mais isolada (Carvalho e Tejerina-Garro, 2015) ou pelo hábito de vida das espécies. Embora as espécies deste grupo dispersem pouco, ainda conseguem atingir locais com condições de habitat propícias, e desse modo apresentam forte influência do ambiente (seleção de espécies) e também do espaço apesar de fraca, sugerindo efeitos de massa.

Em contrapartida, espécies com alta capacidade de dispersão foram influenciadas por variáveis que provavelmente não limitam muito sua ocorrência e distribuição. Taxas maiores de dispersão devem fornecer novos indivíduos e permitir que persistam tolerando condições ambientais distintas, sendo limitados por distância maiores. A dispersão parece ocorrer apenas em distâncias curtas, para comunidades vizinhas, segundo o modelo de efeito de massa. Estes efeitos sinalizados pela explicação da distância entre os riachos (11%), similar às explicações das condições ambientais (15%) confirmam os aspectos do modelo de seleção de espécies e efeitos de massa (Leibold et al., 2004) indicando efeito mais acentuado deste segundo modelo.

O efeito ambiental maior nos grupos era esperado, devido grande parte de estudos com comunidades ocorrerem em escalas pequenas e intermediárias, onde as variáveis ambientais tendem a ser mais atuantes (Brown e Swan 2010). Por outro lado, em grandes extensões territoriais, pode-se esperar que fatores espaciais tornem-se mais importantes devido ao aumento da escala espacial (Zbinden e Matthews, 2017). O fato dessas metacomunidades serem estruturadas por variáveis ambientais bem documentadas pela importância para a ictiofauna de riachos, como tamanho e profundidade do riacho, e tipo de fluxo e substrato (Zbinden e Matthews 2017; Roa-Fuentes e Casatti, 2017) mostram a importância de manter as espécies protegidas em seus habitats conservados.

CONCLUSÃO

Em síntese, comunidades de peixes com alta capacidade de dispersão sendo influenciadas por variáveis ambientais e espaciais simultaneamente indicaram comunidades dominadas por espécies com capacidade de se dispersarem para diferentes locais, mesmo sob condições ambientais

subótimas, ao longo da região de estudo. Por outro lado, comunidades de peixes com baixa capacidade, ao serem estruturadas principalmente por variáveis ambientais, sugerem um tipo de dispersão suficiente apenas para permitir que as espécies se estabelecessem em locais com condições ambientais bastante específicas (Göthe et al., 2017). Portanto, o modo de dispersão dos peixes afetou a estruturação da metacomunidade. Vimos que a classificação da capacidade de dispersão baseada na literatura e biologia das espécies de peixes foi vantajosa para entender a estrutura das metacomunidades em ambientes de riachos. Uma maior compreensão da capacidade de dispersão e interações bióticas em peixes, assim como a inclusão de componentes históricos e filogenéticos (Rodrigues-Filho et al., 2018b), será vital para conhecer a biodiversidade e proporcionar melhores estratégias de conservação. Por exemplo, sabe-se que grupos de peixes de baixa capacidade de dispersão são potencialmente mais vulneráveis a extinções locais após algum tipo de impacto na paisagem (Leitão et al., 2018). Nossos resultados podem contribuir para o maior entendimento do efeito da capacidade de dispersão e dos fatores ambientais e espaciais que envolvem a ictiofauna amazônica em riachos conservados. O acentuado efeito ambiental e, em menor grau, das distâncias entre as comunidades, enfatizam a necessidade da manutenção da integridade ambiental e da conectividade em riachos de cabeceira.

REFERÊNCIAS

- Algarte, V. M., Rodrigues, L., Landeiro, V. L., Siqueira, T., & Bini, L. M. (2014). Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter?. *Hydrobiologia*, 722(1), 279-290.
- Alahuhta, J., Lindholm, M., Bove, C. P., Chappuis, E., Clayton, J., De Winton, M & Hoyer, M. V. (2018). Global patterns in the metacommunity structuring of lake macrophytes: regional variations and driving factors. *Oecologia*, 188(4), 1167-1182.
- Almeida, A. S., Vieira, I. C. G., & Rocha, D. P. N. (2013). Cenários para a Amazônia: clima, biodiversidade e uso da terra. Caracterização e mapeamento dos padrões de uso da terra na área de endemismo Belém. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 170.
- Benone, N. L., Ligeiro, R., Juen, L., & Montag, L. F. A. (2018). Role of environmental and spatial processes structuring fish assemblages in streams of the eastern Amazon. *Marine and Freshwater Research*, 69(2), 243-252.
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632.
- Bojsen, B. H., & Barriga, R. (2002). Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, 47(11), 2246-2260.
- Borcard, D., & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological modelling*, 153(1-2), 51-68.

- Braga, C., de Oliveira, J. A., & Cerqueira, R. (2017). Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. *Oecologia Australis*, 21(2).
- Brejão, G. L., Gerhard, P., & Zuanon, J. (2013). Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 11(2), 361-373.
- Brown, B. L., & Swan, C. M. (2010). Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 571-580.
- Callisto, M., Alves, C. B. M., Lopes, J. M., & Castro, M. A. (2014). Condições ecológicas em bacias hidrográficas de empreendimentos hidrelétricos. CEMIG, Belo Horizonte.
- Calvão, L. B., Nogueira, D. S., de Assis Montag, L. F., Lopes, M. A., & Juen, L. (2016). Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging?. *Forest Ecology and Management*, 382, 143-150.
- Carvalho, R. A., & Tejerina-Garro, F. L. (2015). Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater streams?. *Ecology of Freshwater Fish*, 24(2), 317-328.
- Castillo-Escrivà, A., Aguilar-Alberola, J. A., & Mesquita-Joanes, F. (2017). Spatial and environmental effects on a rock-pool metacommunity depend on landscape setting and dispersal mode. *Freshwater biology*, 62(6), 1004-1011.
- Cetra, M., Petreire Júnior, M., & Barrella, W. (2017). Relative influences of environmental and spatial factors on stream fish assemblages in Brazilian Atlantic rainforest. *Fisheries management and ecology*, 24(2), 139-145.
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, 8(11), 1175-1182.
- Couto, T. B. D. A., & Aquino, P. D. P. U. D. (2011). Structure and integrity of fish assemblages in streams associated to conservation units in Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 9(2), 445-454.
- Datry, T., Moya, N., Zubieta, J., & Oberdorff, T. (2016). Determinants of local and regional communities in intermittent and perennial headwaters of the Bolivian Amazon. *Freshwater Biology*, 61(8), 1335-1349.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., ... & Van Wichelen, J. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters*, 15(7), 740-747.
- Dias, M. S., Magnusson, W. E., & Zuanon, J. (2010). Effects of reduced-impact logging on fish assemblages in Central Amazonia. *Conservation Biology*, 24(1), 278-286.
- Dray, S., Blanchet, F. G., & Legendre, P. (2013). packfor: Forward selection with permutation (Canoco p. 46), version 0.0-8/r109. Website <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar>.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological modelling*, 196(3-4), 483-493.

- Ferreira, M. C., Begot, T. O., da Silveira Prudente, B., Juen, L., & de Assis Montag, L. F. (2018). Effects of oil palm plantations on habitat structure and fish assemblages in Amazon streams. *Environmental Biology of Fishes*, 101(4), 547-562.
- Göthe, E., Baattrup-Pedersen, A., Wiberg-Larsen, P., Graeber, D., Kristensen, E. A., & Friberg, N. (2017). Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshwater biology*, 62(2), 397-413.
- Grönroos, M., Heino, J., Siqueira, T., Landeiro, V. L., Kotanen, J., & Bini, L. M. (2013). Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution*, 3(13), 4473-4487.
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5), 845-869.
- Heino, J. (2013). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews*, 88(1), 166-178.
- Heino, J., Soininen, J., Alahuhta, J., Lappalainen, J., & Virtanen, R. (2017). Metacommunity ecology meets biogeography: Effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. *Oecologia*, 183(1), 121-137.
- Landeiro, V. L., Magnusson, W. E., Melo, A. S., Espírito-Santo, H. M., & Bini, L. M. (2011). Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results?. *Freshwater Biology*, 56(6), 1184-1192.
- Langeani, F., Casatti, L., Gameiro, H. S., Carmo, A. B. D., & Rossa-Feres, D. D. C. (2005). Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 3(2), 305-311.
- Legendre, P., Borcard, D., Blanchet, G., & Dray, S. (2012). MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package PCNM, vers, 2-1.
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280.
- Legendre, P., & L. Legendre. (2012). *Numerical ecology*. Third edition. Elsevier, Oxford, UK.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... Gonzalez A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, 7(7), 601-613.
- López-Delgado, E. O., Winemiller, K. O., & Villa-Navarro, F. A. (2019). Do metacommunity theories explain spatial variation in fish assemblage structure in a pristine tropical river?. *Freshwater Biology*, 64(2), 367-379.
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Mouillot, D., Leal, C. G., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., ... & Ferraz, S. F. (2018). Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography*, 41(1), 219-232.
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., & Metacommunity Working Group. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, 26(9), 482-491.

- Mendonça, F. P., Magnusson, W. E., & Zuanon, J. (2005). Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 2005(4), 751-764.
- Mol, J. H. (2012). *The freshwater fishes of Suriname*. Brill.
- Olden, J. D., Poff, N. L., & Bestgen, K. R. (2008). Trait synergisms and the rarity, extirpation, and extinction risk of desert fishes. *Ecology*, 89(3), 847-856.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Wagner, H. (2013). Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2(9).
- Padial, A. A., Ceschin, F., Declerck, S. A., De Meester, L., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F. A., ... & Bini, L. M. (2014). Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PloS one*, 9 (10), e111227.
- Peck, D. V. Herlihy, A. T.; Hill, B. H.; Hughes, R. M.; Kaufmann, P. R.; Klemm, D. J.; Lazorchak, J. M.; McCormick, F. H.,... Cappaert, M. R (2006). Environmental monitoring and assessment program-surface waters western pilot study: Field operation manual for wadeable streams. *Rep. EPA/620/R-06*, 3.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions*, 4(2), 439-473.
- Pérez-Mayorga, M. A., Casatti, L., Teresa, F. B., & Brejão, G. L. (2017). Shared or distinct responses between intermediate and satellite stream fish species in an altered Amazonian River?. *Environmental Biology of Fishes*, 100(12), 1527-1541.
- Prudente, B. S., Pompeu, P. S., Juen, L., & Montag, L. F. (2017). Effects of reduced-impact logging on physical habitat and fish assemblages in streams of Eastern Amazonia. *Freshwater biology*, 62(2), 303-316.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Roa-Fuentes, C. A., & Casatti, L. (2017). Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. *Journal of Freshwater Ecology*, 32(1), 281-295.
- Rodrigues-Filho, C. A., Leitão, R. P., Zuanon, J., Sánchez-Botero, J. I., & Baccaro, F. B. (2018a). Historical stability promoted higher functional specialization and originality in Neotropical stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, 45(6), 1345-1354.
- Rodrigues-Filho, C. A., Gurgel-Lourenço, R. C., Bezerra, L. A. V., de Oliveira, E. F., Leitão, R. P., Garcez, D. S., & Sánchez-Botero, J. I. (2018b). How are local fish communities structured in Brazilian semiarid headwater streams?. *Hydrobiologia*, 1-16.
- Strahler, A. N. (1953). Revision of Horton's quantitative factors in erosional terrain. *Transaction of American Geophysical Union*, (34). 345-345.
- Terra, B. D. F., Hughes, R. M., & Araújo, F. G. (2016). Fish assemblages in Atlantic Forest streams: the relative influence of local and catchment environments on taxonomic and functional species. *Ecology of freshwater fish*, 25(4), 527-544.

Thompson, R., & Townsend, C. (2006). A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 476-484.

Tolonen, K. T., Cai, Y., Vilmi, A., Karjalainen, S. M., Sutela, T., & Heino, J. (2018). Environmental filtering and spatial effects on metacommunity organisation differ among littoral macroinvertebrate groups deconstructed by biological traits. *Aquatic Ecology*, 52(1), 119-131.

Van Der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.). (2017). *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. Princeton University Press.

Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.

Vilmi, A., Tolonen, K. T., Karjalainen, S. M., & Heino, J. (2017). Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds. *Hydrobiologia*, 790(1), 125-140.

Watrín, O. S., & Rocha, A. M. A. (1992). Levantamento de vegetação natural e uso da terra no Município de Paragominas (PA) utilizando imagens TM/Landsat. Belém: EMBRAPA-CPATU, 1992, 40 p. *Boletim de Pesquisa*, 124.

Winegardner, A. K., Jones, B. K., Ng, I. S., Siqueira, T., & Cottenie, K. (2012). The terminology of metacommunity ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(5), 253-254.

Wilson, D. S. (1992). Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73(6), 1984-2000.

Zbinden, Z. D., & Matthews, W. J. (2017). Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. *Freshwater Biology*, 62(8), 1460-1471.

Zuanon, J., Mendonça, F. P., Espírito Santo, H. M. V., Dias, M. S., Galuch, A. V., & Akama, A. (2015). *Guia de peixes da Reserva Adolpho Ducke (157 pp.)*. Manaus: Editora INPA.

ANEXOS

Anexo A. Vinte e oito variáveis ambientais mensuradas em 36 riachos, com suas respectivas siglas, médias e desvios padrão.

Variáveis ambientais	Sigla	Média	Desvio Padrão
Temperatura da água (°C)	Temp	26,05	0,72
pH	Ph	4,74	0,64
Condutividade (µS/cm)	Cond	0,02	0,01
Turbidez (NTU)	Turb	3,28	2,90
Oxigênio dissolvido (mg/L)	Od	6,36	1,20
% Banco de folha	PCT_BF	0,04	0,02
Largura molhada (m)	XWIDTH	2,32	0,58
% Imersão (Canal + Margens)	XEMBED	53,15	16,43
% Cobertura do dossel no canal	XCDENMID	92,37	3,70
% Cobertura do dossel nas margens	XCDENBK	95,88	2,94
Cobertura do dossel total	XC	55,65	14,45
Cobertura ripária total	XCMG	144,22	32,91
% Solo exposto	XGB	0,90	1,79
Abrigo margem escavada	XFC_UCB	8,07	6,39
Profundidade do talvegue (m)	XDEPTH_T	22,67	9,27
Número de madeira no leito	C1W_100	25,15	24,32
Volume de madeira no leito	V1W_100	3,28	4,31
Vazão (m³/s)	X_FLOW	0,03	0,04
Razão largura profundidade	XWD_RAT	0,17	0,11
% Serapilheira fina	PCT_SF	0,01	0,01
% Matéria orgânica	PCT_ORG	0,07	0,01
% Areia	PCT_SA	0,03	0,02
% Cascalho fino	PCT_GF	0,01	0,01
% Sedimentos finos	PCT_FN	0,02	0,01
% Abrigo natural para peixes total	XFC_N	111,90	35,37
% Substrato >16mm	PCT_BIGR	0,01	0,01
% Proporção de piscinas	PCT_POOL	0,09	0,09
Heterogeneidade do fluxo	H_FLOW	0,16	0,07

Anexo B. Abundância das espécies de peixes de riacho com suas respectivas siglas, além da classificação nos grupos de alta ou baixa capacidade de dispersão segundo a literatura e a opinião de especialistas.

Táxon	Nº	Dispersão	Referência
Characiformes			
Characidae			
<i>Bario steindachneri</i> (Eigenmann, 1893)	3	Alta	N. L. Benone (comm. Pers.)
<i>Hemigrammus bellottii</i> (Steindachner, 1882)	200	Alta	N. L. Benone (comm. Pers.)
<i>Hemigrammus ocellifer</i> (Steindachner, 1882)	36	Alta	N. L. Benone (comm. Pers.)
<i>Hyphessobrycon heterorhabdus</i> (Ulrey, 1894)	6575	Alta	N. L. Benone (comm. Pers.)
<i>Knodus victoriae</i> (Steindachner, 1907)	1	Alta	N. L. Benone (comm. Pers.)
<i>Moenkhausia comma</i> Eigenmann, 1908	7	Alta	Brejão et al., 2013
<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther, 1864)	9	Alta	Brejão et al., 2013
Crenuchidae			
<i>Characidium theostoma</i> Cope, 1872	61	Baixa	Brejão et al., 2013
<i>Crenuchus spilurus</i> Günther, 1863	25	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Microcharacidium weitzmani</i> Buckup, 1993	684	Baixa	G. N. Salvador (comm. Pers.)
Erythrinidae			
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	478	Alta	N. L. Benone (comm. Pers.)
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	27	Baixa	N. L. Benone (comm. Pers.)
Gasteropelecidae			
<i>Carnegiella strigata</i> (Günther, 1864)	1	Baixa	G. N. Salvador (comm. Pers.)
Iguanodectidae			
<i>Bryconops</i> aff. <i>caudomaculatus</i>	1	Alta	Brejão et al., 2013
<i>Iguanodectes rachovii</i> Regan, 1912	861	Alta	Brejão et al., 2013
Lebiasinidae			
<i>Copella arnoldi</i> (Regan, 1912)	284	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Nannostomus trifasciatus</i> Steindachner, 1876	43	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018

<i>Pyrrhulina</i> aff. <i>brevis</i>	859	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
Cyprinodontiformes			
Cynolebiidae			
<i>Anablepsoides urophthalmus</i> Günther, 1866	340	Baixa	B. S. Prudente (comm. Pers.)
Gymnotiformes			
Gymnotidae			
<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus 1758	6	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Gymnotus coropinae</i> Crampton & Albert, 2003	198	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Gymnotus</i> sp.	88	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
Hypopomidae			
<i>Brachyhypopomus</i> sp.1	308	Baixa	Mol, 2012
<i>Brachyhypopomus</i> sp.2	4	Baixa	Mol, 2012
<i>Brachyhypopomus</i> sp.3	11	Baixa	Mol, 2012
<i>Microsternarchus bilineatus</i> Fernández-Yépez, 1968	26	Baixa	Brejão et al., 2013
Rhamphichthyidae			
<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> Géry & Vu-Tân-Tuê, 1964	305	Baixa	Mol, 2012
<i>Hypopygus lepturus</i> Hoedeman, 1962	15	Baixa	Mol, 2012
Sternopygidae			
<i>Eigenmannia</i> sp.	1	Baixa	G. N. Salvador (comm. Pers.)
<i>Sternopygus macrurus</i> Bloch & Schneider, 1801	1	Baixa	Mol, 2012
Cichliformes			
Cichlidae			
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	189	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Apistogramma</i> gr. <i>regani</i>	1430	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Apistogramma agassizii</i> (Steindachner, 1875)	24	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Crenicichla</i> gr. <i>saxatilis</i>	107	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Crenicichla regani</i> (Ploeg, 1989)	1	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018

<i>Crenicara</i> sp.	2	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Nannacara taenia</i> Regan, 1912	118	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
Siluriformes			
Auchenipteridae			
<i>Tetranematichthys wallacei</i> Vari & Ferraris, 2006	1	Baixa	G. N. Salvador (comm. Pers.)
Callichthyidae			
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	6	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Megalechis picta</i> (Muller e Troschel, 1848)	1	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
<i>Megalechis thoracata</i> (Valenciennes, 1840)	2	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
Cetopsidae			
<i>Denticetopsis epa</i> Vari, Ferraris & de Pinna, 2005	10	Alta	Brejão et al., 2013
<i>Helogenes marmoratus</i> Günther, 1863	386	Baixa	Mol, 2012
Doradidae			
<i>Acanthodoras cataphractus</i> Linnaeus, 1758	1	Baixa	G. N Salvador (comm. Pers.)
Heptapteridae			
<i>Mastiglanis asopos</i> Bockmann, 1994	7	Baixa	Mol, 2012
<i>Pimelodella</i> sp.	6	Alta	G. N Salvador (comm. Pers.)
<i>Rhamdia muelleri</i> (Günther, 1864)	12	Baixa	G. N Salvador (comm. Pers.)
Loricariidae			
<i>Farlowella platoryncha</i> Retzer & Page, 1997	5	Baixa	Van Der Sleen e Albert, 2018
Pseudopimelodidae			
<i>Batrochoglanis raninus</i> (Valenciennes 1840)	3	Baixa	Zuanon et al., 2015
Trichomycteridae			
<i>Ituglanis amazonicus</i> (Steindachner, 1882)	87	Baixa	G. N Salvador (comm. Pers.)
<i>Paracanthopoma</i> sp	23	Depende	X
<i>Potamoglanis hasemani</i> (Eigenmann, 1914)	73	Baixa	Brejão et al., 2013
Synbranchiformes			

Synbranchidae

<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	23	Baixa	Zuanon et al., 2015
---	----	-------	---------------------

Total	13.975		
--------------	--------	--	--
