



*Rede de Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal*

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E BIOTECNOLOGIA DA  
AMAZÔNIA LEGAL (REDE BIONORTE)

**ESTRUTURAÇÃO LONGITUDINAL DA ASSEMBLÉIA DE PEIXES DO RIO  
MADEIRA**

**JOÃO ALVES DE LIMA FILHO**

Fevereiro 2017

**JOÃO ALVES DE LIMA FILHO**

**ESTRUTURAÇÃO LONGITUDINAL DA ASSEMBLÉIA DE PEIXES DO RIO  
MADEIRA**

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia e Conservação da Biodiversidade da Rede BIONORTE, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em conservação da biodiversidade.

Orientador(a): Dra. Carolina Rodrigues da Costa Doria

Porto Velho -RO

Fevereiro/2017

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

L732e Lima Filho, João Alves de  
Estruturação longitudinal da assembléia de peixes do rio Madeira  
/ João Alves de Lima Filho. 2017  
70 f.: il. color; 31 cm.

Orientadora: Carolina Rodrigues da Costa Doria  
Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede  
Bionorte) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Diversidade . 2. Amazônia. 3. Peixes. 4. Ecologia. 5. Estrutura  
populacional. I. Doria, Carolina Rodrigues da Costa II. Universidade  
Federal do Amazonas III. Título

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a Deus por conceder a natureza em sua plenitude, e a capacidade que nos permite mesmo que minimamente, interpretar seus arranjos em formas perfeitas a favor da vida.

Agradeço a minha orientadora, Professora Dra. Carolina Rodrigues da Costa Doria, pela iniciativa em responder as tantas perguntas existentes sobre a ictiofauna do rio Madeira. Agradeço também por confiar em minha capacidade profissional, e por permitir minha contribuição no entendimento da dinâmica deste ecossistema tão especial. Agradeço também a orientação dada neste processo de doutoramento, e por me colocar disciplina quanto aos prazos e compromissos, com uma forma especialmente delicada que daria exemplo a qualquer outro orientador.

A FAPEAM (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas), pela bolsa concedida. Ao IEPAGRO (Instituto de Pesquisado do Agronegócio Rondoniense) pela concessão do projeto de monitoramento da ictiofauna efetuado. A Santo Antônio Energia, pelo apoio e fomento ao programa de conservação da ictiofauna.

A equipe do sub-programa de Inventário da Ictiofauna do rio Madeira, e sub-programa de Ecologia e Biologia de Peixes do rio Madeira, o qual eu tive o privilégio de coordenar durante dois anos. Obrigado pelo esforço e dedicação ao trabalho.

Ao professor Dr. Jansen Zuanon por seus ensinamentos no campo da sistemática e ecologia de peixes da Amazônia. Ensinamentos que guardarei, aplicarei e transmitirei para o máximo de pessoas, como forma de proteger nossos ecossistemas brasileiros. A Professora Dra. Gislene Torrente Vilara, por também acreditar em minha capacidade, e pelos conselhos e discussões no campo da biológica teórica e aplicada. Agradeço pela revisão dos manuscritos assim como na estrutura do projeto da tese de doutorado.

A equipe integrante do Laboratório de Ictiologia e Pesca, que desde o ano de 2011 tive o prazer de conviver. As amigas(os) Ariana Cella, Bruno Barros, Alice Lima, Marília Hauser, Túlio Araújo, Talles Colaço, Gêssica Gomes, Marina Fonseca, Jefferson Sodré, Fabíola Gomes, Willian Ohara, Diogo Hungria, Ana Carolina, Cintia Lucas, Paula Lais, Carol Lima, Suelen Brasil, Ivan Feitosa, Alexandre Queiroz, Larissa Melo, Ariel, Francielle.

A amiga companheira Taís Melo, pela convivência que foi parte responsável de minha permanência na cidade de PortoVelho. Aos momentos que convivemos juntos, as pescarias, viagens de campo, passeios, e principalmente ao convívio com seus familiares, que me adotaram como parte integrante da família Melo. Ao companheirismo no trabalho na área de consultoria ambiental. Trabalho que proporcionou dezenas de viagens pelo território brasileiro, para contribuir com uma pequena parcela ao entendimento sobre o impacto ambiental causado por empreendimentos.

A minha família: pai João Alves de Lima Neto; mãe Jeonice Gonçalves Barreto; Irmã Jane Dilvana; irmão James Dean; e filha Júlia Tavares Lima. Mesmo longe, manteve a base afetiva que precisamos para nos dar forças em seguir a jornada.

Finalmente, agradeço a todos que contribuíram com este trabalho de forma direta ou indiretamente, e me ajudaram a desvendar um pouco da desconhecida ecologia de peixes da Amazônia. Espero retribuir fomentando a preservação desse patrimônio natural de valor imensurável que o “povo do norte” possui.



Agradeço ao rio Madeira por abrir suas portas e me deixar entrar na Amazônia.

## RESUMO

LIMA-FILHO, J. A. 2017. Estruturação longitudinal da assembléia de peixes do rio madeira. *Tese de Doutorado* (Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede Bionorte), Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2017.

O estudo dos fatores que promovem a distribuição das espécies é um dos caminhos mais aceitos atualmente pela ciência, para o entendimento da estruturação e estabilidade das populações naturais. Desvendar estes mecanismos é essencial para adotar medidas de preservação, garantindo a permanências das populações nos ecossistemas naturais. Neste propósito, nós investigamos intensamente por cinco anos a ictiofauna do rio Madeira, procurando entender a origem dos fatores envolvidos no processo de estruturação e estabilidade das populações de peixes de sua bacia. Como produto final da pesquisa, é apresentado a tese subdividida em três capítulos. O primeiro testa a hipótese de que a diversidade alfa e beta de peixes são aleatoriamente distribuídas na bacia do rio Madeira, assim como a origem da diversidade alfa é evidenciada em curtas escalas espaciais (micro-escalas). Como resultado desta investigação, confirmamos a existência de forte hierarquia na composição da diversidade, originada em micro escalas espacial. O segundo capítulo apresenta um teste da Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade sobre a distribuição de abundâncias das espécies ícticas do rio Madeira. Neste artigo, investigamos o poder de predição da teoria neutra para determinar o padrão de distribuição de abundâncias de espécies ícticas, em um local de alta diversidade de espécies. Concomitantemente, testamos também a hipótese de que o modelo neutro é melhor ajustado a distribuições de abundância e riqueza de peixes amazônicos, quando comparado a modelos de alta capacidade preditiva (modelo lognormal). O terceiro e último capítulo refere-se ao estudo da organização funcional da assembléia íctica do rio Madeira, publicado na obra: “Ecologia e Biologia de Peixes do Rio Madeira”, um livro que compila informações ecobiológicas das populações ícticas da bacia do rio Madeira. Neste capítulo, investigou-se a estruturação das espécies de acordo com suas respectivas guildas tróficas, baseado nas características geomorfológicas dos locais em que estão inseridos. Através deste estudo foi possível confirmar a estruturação funcional da ictiofauna do rio Madeira como dependente da geomorfologia local do habitat em que estão inseridos. Como conclusão geral da tese, observamos que os peixes amazônicos pertencentes a bacia do rio Madeira apresentam estreitas ligações com seus micro-habitats, que fornecem de forma hierárquica toda a base para alta diversidade de espécies observada na bacia, assim como sua estabilidade temporal. Com estes resultados revelados, é possível executar medidas no âmbito da biologia da conservação, a serem utilizadas na preservação das espécies.

**Palavras Chave:** diversidade; Amazônia; peixes; ecologia; estrutura populacional

## ABSTRACT

LIMA-FILHO, J. A. 2017. Estruturação longitudinal da assembléia de peixes do rio madeira. *Tese de Doutorado* (Pós-graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede Bionorte), Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2017

Studies of the factors that promoter the distribution of species' are one of the most accepted ways of science for understanding of organization and stability of natural populations. Unveiling these mechanisms is crucial to adopt preservation's actions, which intend ensures permanence of populations on natural ecosystems. Hence, we investigated for five years the ichthyofauna of the Madeira River Basin. Our aim was to understand the origin of the factors involved on organization and stability of fish assemblage along this basin. Therefore, this thesis is divided into three chapters. The first one refers to distribution of the alpha, beta and gamma diversity of fish assemblage from Madeira River, before and after construction of Santo Antonio Hydroelectric Plant. In this chapter, we investigated of hierarchical partitioning of diversity, as a way of understanding the origin of the regional diversity, the division of extension spatial of the study area in sub scales. As a result, we noticed the gamma diversity composition, originated on micro spatial scales and regulated by beta diversity. The second chapter shows a test of the Unified Neutral Theory of Biodiversity on the distribution of abundance of fish species from Madeira River. We investigated the capacity of prediction of this theory on abundance of fish species in a high diversity place. We also compared the adjustment of abundances distribution between the model neutral and model lognormal, which is largely known by your high capacity on natural assemblage. The final chapter refers to functional organization of fish assemblage from Madeira River, published on "Ecology and Biology of fish from Madeira River", a book which compiles ecological and biological informations of the ichthyofauna from Madeira River. In this chapter, we investigated the organization of the species according to their trophic guilds and geomorphological characteristics of the sites where they are inserted. This thesis reveals the way and the mains mechanisms that are responsible for organization and stability of the ichthyofauna from Madeira River Basin, as it proposes measures that can be used for fish species' preservation.

**Key words:** diversity; Amazon; ecology; fish; population structure

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	1
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	6
<b>CAPÍTULO 1-BETA DIVERSITY DRIVES REGIONAL FISH SPECIES COMPOSITION IN AMAZONIAN RIVERS</b> .....	8
1. INTRODUCTION .....	9
2. METHODS .....	11
2.1. Study area .....	11
2.2. Data analysis .....	13
3. RESULTS .....	16
4. DISCUSSION.....	23
5. LITERATURE CITED.....	26
<b>CAPÍTULO 2 - A DISTRIBUIÇÃO NEUTRA DE PEIXES AMAZÔNICOS</b> .....	30
1. INTRODUÇÃO .....	31
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	33
2.1. Área de estudo .....	33
2.2. Coleta de dados biológicos.....	34
2.3. Análises de dados .....	34
3. RESULTADOS .....	37
3.1. Comparação entre os modelos Lognormal e UNTB .....	38
3.2. Parâmetros estimados pela distribuição ZSM .....	41
3.3. Simulação de variações ambientais probabilísticas sob critério da distribuição ZSM.	44
4. DISCUSSÃO .....	47
5. REFÊRENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	53



<b>CAPÍTULO 3 - ORGANIZAÇÃO FUNCIONAL DA ASSEMBLÉIA DE PEIXES DO RIO MADEIRA .....</b>	<b>57</b>
1. INTRODUÇÃO.....	58
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	60
2.1. Coleta dos dados biológicos.....	60
2.2. Procedimentos estatísticos.....	60
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	62
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	67
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>68</b>

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

**Table 1:** Beta diversity ( $\beta$ ) values obtained at several spatial scales in the Madeira River Basin. The observed and expected values, difference from lower scale level, and contribution to  $\gamma$  are indicated for the pre-filling phase of the Santo Antônio and Jirau reservoirs. .... 21

**Table 2:** Beta diversity ( $\beta$ ) values obtained at several spatial scales in the Madeira River Basin. The observed and expected values, difference from lower level, and contribution to  $\gamma$  are indicated for the post-filling phase of the Santo Antônio and Jirau reservoirs. .... 22

### CAPÍTULO 2

**Tabela 1:** Resultados dos testes de ajustes de distribuição de abundâncias pelo método qui-quadrado ( $\chi^2$ ) para os modelos lognormal e ZSM, sob a forma de classes em diversos esquemas *bins*. O esquema 8 +1 *bins* representa 8 classes contendo respectivamente 80% e 20 % da abundância total de indivíduos amostrados.....41

**Tabela 2:** Resultados dos testes de ajustes de distribuição de abundâncias dos peixes da bacia do rio Madeira, pelos métodos de distribuição de probabilidades e correlação para os modelos lognormal e ZSM. ....41

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

- Figure 1:** Map depicting sampling sites in the Madeira River Basin, Brazilian Amazon. .... 11
- Figure 2.** Dominance curve of the numerical abundance of species recorded in the Madeira River Basin. .... 16
- Figure 3:** Species richness recorded from 2008 to 2013 in the sampling sites in the Madeira River Basin. Sampling sites located in the floodplain region are underlined, and an absence of underlining indicates sites located in the waterfall region. .... 17
- Figure 4:**Species richness values recorded at the sampling sites during the pre-filling (black line) and post-filling (grey line) phases of the Madeira River Basin. Sampling sites located in the floodplain region are underlined, and an absence of underlining indicates sites located in the waterfall region. .... 17
- Figure 5:** Number of non-coexisting species between pairs of sampling sites, according to spatial distance (km) from the Madeira River mouth (0 km). .... 18
- Figura 6:** Difference in species composition (given as percentage) between pairs of sampling sites as a function of the spatial distance (km) between the sites. .... 18
- Figura 7:** Alpha and beta diversity values obtained from species richness, Shannon-Wiener, and Simpson diversity indexes during the pre- and post-filling phases, at micro ( $\beta_1$ ), meso ( $\beta_2$ ), and macro ( $\beta_3$ ) scales. .... 19

## CAPÍTULO 2

**Figura 1.** Mapa geográfico demonstrando as estações de coleta de peixes em diversos rios que compõem a bacia do rio Madeira, na Amazônia brasileira.....33

**Figura 2.** Curva de dominância das espécies (abundância em função do *rank* das espécies) estimada com base nos dados obtidos pelas coletas experimentais na bacia do rio Madeira.....39.

**Figura 3.** Estrutura das distribuições observadas para os dados de abundância de indivíduos segundo o *rank* das espécies observado (pontos negros), ZSM (linha azul) e Lognormal (linha vermelha).....40

**Figura 4.** Ajuste das da distribuição por classes de abundâncias obtidas nas coletas experimentais nos ambientes da bacia do rio Madeira (barras cinza), pelos modelos ZSM (linha vermelha) e Lognormal (Linha azul).....40

**Figura 5:** Distribuição dos valores de *Theta* ( $\theta$ ) pelo suporte (graus de liberdade), para a estrutura da assembléia de peixes da bacia do rio Madeira. A linha vermelha indica o limite de confiança estimada em um intervalo de dois graus de liberdade.....42

**Figura 6.** Distribuição preditiva do número de espécies por gerações (passos no tempo) para a assembléia presente na bacia do rio Madeira, gerada com base nas premissas da UNTB.....44

**Figura 7:** Distribuição preditiva da abundância de indivíduos por espécie de peixes para a bacia do rio Madeira ao longo das gerações (passos no tempo), com base nas premissas da UNTB. Cada cor das linhas presente na figura representa uma espécie em particular.....44

**Figura 8:** Distribuição do número de espécies de peixes por gerações (passos no tempo), simuladas com base em um evento com geração de alta taxa de mortalidade individual (5%), em um ambiente com grau de baixo isolamento ( $m=0.0008$ , linha verde), médio isolamento ( $m=0.0006$ , linha vermelha) e alto isolamento ( $m=0.0004$ , linha negra).....46

### CAPÍTULO 3

**Figura 1.** Distribuição de número de exemplares por categoria trófica nos locais amostrados no rio Madeira entre novembro 2008 e agosto de 2011. Igarapé Araras (ARA); rio Mutumparaná (MUT); igarapé São Lourenço (SLO); igarapé Karipunas montante (KAM); igarapé Karipunas foz (KAF); rio Jaciparaná montante (JAM); rio Jaciparaná foz (JAF); igarapé Jatuarana (JAT); igarapé Belmont montante (BEM); igarapé Belmont foz (BEF); lago Cuniã (CUN); rio Machado montante (MAM); rio Machado foz (MAF); lago Puruzinho (PUR).....63

**Figura 2.** Distribuição dos valores dos parâmetros  $\alpha=(A)$  e  $\beta=(B)$  estimados relação riqueza e abundância de espécies para cada local amostrado no rio Madeira entre novembro de 2008 e agosto de 2011.....64

**Figura. 3.** Mapa esquemático resultante da Análise de Correspondência Canônica baseada na matriz de abundância de exemplares por categoria trófica (**A**) e na matriz de riqueza de espécies por categoria trófica (**B**) amostrada no trecho montante, jusante da cachoeira do Teotônio e nos lagos adjacentes do rio Madeira entre novembro de 2008 e agosto de 2011.....66

## INTRODUÇÃO GERAL

A ecologia em sua forma contextual baseia no estudo dos níveis do sistema, tendo os indivíduos como ponto de partida (Odum, 1971). Entende-se por sistema, os componentes com interação e interdependência regulares, formando um todo unificado. Os níveis organizados hierarquicamente refletem de forma condicionada as interações presentes entre os componentes (eg. indivíduos) e os compartimentos do sistema (eg. ambiente). A resultante desta interação pode ser observada na natureza, e denominada como padrões estruturais do sistema. Nem sempre esta observação é trivial, em alguns casos, estudos sistematizados entre os níveis do sistema apresentam uma complexidade em que é muito difícil identificar um padrão, tornando as aferições imprecisas e subjugáveis (Elton, 1958). Por exemplo, a estabilidade das comunidades ecológicas é um fenômeno natural, observável em diversos segmentos dos ecossistemas (Magurran & Henderson, 2003). Contudo, a estabilidade é dependente de diversos fatores que atuam em conjunto e consonância, dos quais podemos citar as interações competitivas, estratégias denso-dependentes, adaptações locais e diferenciações de nicho (Begon et al., 2006). A interessante sensibilidade e sincronismo que estes fatores apresentam ao promover a estabilização das comunidades têm despertado um grande interesse de pesquisadores nas últimas décadas (Matthews & Whittaker, 2014). Além, a idéia de que para investigar a estabilidade e estruturação das comunidades, deve-se previamente analisar a distribuição das espécies, é bem aceita pelos pesquisadores (Magurran, 1991).

Dessa forma, diversas teorias surgiram no objetivo de prever a distribuição e abundâncias das espécies ao longo do espaço-tempo, das quais podemos citar: teoria de partilha de nicho (Huntchinson, 1959); teoria de biogeografia de ilha (Wilson & MacArthur, 1967); Teoria da Macroecologia (Brown, 1995); Teoria de Metapopulações (Hanski, 1991; Hanski & Gilpin, 1997); Teoria Neutra da Biodiversidade e Biografia (Hubbell, 2001). Essas formulações teóricas causaram grande impacto na forma do olhar a um ambiente natural dentre os pesquisadores, e até a atualidade, vários estudos se preocuparam em aceitar ou refutar com exemplos experimentais a conceitualidade exposta em cada uma destas teorias. Desde então, o paradigma ecológico apresentou uma delicada mudança conceitual. É interessante observar que algumas particularidades são compartilhadas entre estas teorias, e a principal delas é o link construtor das preposições empíricas ligadas a importância do indivíduo no sistema. O

individualismo por exemplo, assume o papel principal nas construções dos padrões ecológicos visíveis em campo e, portanto, a partir dele que o estudo teórico é iniciado (McIntoch, 1995). Apesar de estas generalizações serem robustas, alguns aspectos ainda permanecem obscuros, principalmente aqueles relacionados à resposta das assembléias aos fatores não previsíveis do sistema. Recentes teorias generalizadas surgem então, para explicar determinados fenômenos macro ecológicos. Obviamente, a necessidade de construção de novos modelos generalizados é devido à incapacidade formal de entendermos de fato o eixo central que rege os padrões de distribuição das espécies em um determinado sistema. É intuitiva a percepção de que estudos ecológicos destinados a compreensão dos sistemas naturais devam levar em consideração a sua instabilidade, suscetibilidade a fenômenos estocásticos, e pressão extra-sistêmicas (Townsend, 2009). Porém, estes fatores apresentam alta complexidade para compreensão, e são praticamente excluídos das principais teorias aceitas. A principal dificuldade de incorporação de tais fatores nos modelos generalizados é ligada ao fato da imprevisibilidade dos fenômenos estocásticos ambientais, quanto a sua magnitude e duração. O efeito destes fenômenos na comunidade atualmente é imprevisível, e com isso, adiciona efeitos que desestabilizam os modelos preditivos gerais (Borrvall et al., 2000, Jansen & Kokkoris, 2003).

Diante disso, recentemente pesquisadores alocaram esforços para gerar uma nova tendência ecológica, alinhando a perspectiva de crescimento teórico, com a praticidade de uma abordagem generalizada unificando as teorias (De Marco Jr., 2006). Porém, unificar os padrões ecológicos em uma teoria geral que congrega fatores de distribuição de espécies, história evolutiva, relações comportamentais e delimitações da meta-comunidades, requer uma compreensão que transcende o paradigma ecológico tradicional. Uma das formas de investigar a estruturação das comunidades naturais é analisar a distribuição das espécies (Magurran, 1991). Distribuição, termo que define o movimento dos indivíduos dentro de uma escala espacial, podendo ser classificada em três níveis: ao acaso; regular e agregada. Dispersão ao acaso ocorre quando há uma probabilidade igual de um organismo, ocupar qualquer ponto no espaço. Como resultado, os organismos são distribuídos desigualmente devido aos eventos de chance. Neste caso, é intuitivo pensar que o ambiente seja homogêneo, ou a espécie envolvida neste processo de dispersão são tolerantes a variações ambientais. A segunda forma de dispersão é por meio regular, quando um indivíduo possui uma tendência de evitar outros, ou indivíduos especialmente próximos a outros morrem. Assim, podemos observar que os indivíduos são mais uniformemente



espaçados do que o esperado pela probabilidade. Por fim, a distribuição agregada, ocorre quando os indivíduos tendem a ser atraídos para locais particulares do ambiente, ou quando a presença de um atrai outro (Begon, 2006). Esta forma de distribuição tende a ser mais comum, sendo dependente da escala espacial analisada. Diante deste contexto, detectamos os dois principais componentes no estudo da ecologia: a interação dos indivíduos com o ambiente, e sua forma de dispersão. Dessa forma, podemos formular e compreender o contexto da lei proposta por Shelford (1913) “a existência e o sucesso de um organismo dependem do integral de um complexo de condições. A ausência ou o insucesso de um organismo pode ser provocado pela deficiência ou pelo excesso qualitativo ou quantitativo relativamente a qualquer dos diversos fatores que se aproxima dos limites de tolerância para esse organismo”. É claro que os princípios fundamentados nesta transcrição é derivada de estudos em indivíduos sésseis. Contudo, podemos extrapolar esse conceito para indivíduos não sésseis, como os vertebrados, por exemplo.

Os peixes de uma forma geral apresentam alto poder de dispersão, associado a uma alta plasticidade, que permite a este grupo colonizar e estabelecer populações em diversas condições ambientais. Para tal, estes apresentam um aparato de estruturas morfológicas e comportamentais que lhe permitem colonizar ambientes gelados como a Antártica, até os desertos e regiões áridas (Helfman *et al.* 1997). Trabalhos que tratam sobre a dispersão, tolerância e interação de peixes com o ambiente foram incansavelmente desenvolvidos nas últimas décadas pela comunidade científica, e dentre eles podemos citar como os mais relevantes os estudos de Winemiller, 1990; Goulding, 1980; Ermy, 1973. Entretanto, estes estudos focam em uma escala ampla, englobando diversos ambientes e bacias, mas também é possível observar a atuação destes elementos em escalas curtas, investigando a dinâmica e estrutura das populações dentro de uma mesma bacia hidrográfica. A dinâmica e estrutura de populações íctica desperta grande interesse entre pesquisadores, principalmente nas regiões tropicais. Isto porque é conhecido que as populações podem flutuar em resposta a variações do ambiente, mudanças de clima, variações no habitat ou na densidade de outras populações (Pianka, 1966). Com isso mecanismos compensatórios nas taxas demográficas das populações podem equilibrar essa variabilidade e persistir por longos períodos de tempo (Johnson, 2006).

O conhecimento dos movimentos destas populações contribui para o entendimento da transferência de energia no ecossistema, assim como ligações entre locais fonte e vazão, entre

populações, locais de desova, dispersão e crescimento de larvas. Vários estudos têm empregado esforços a fim de demonstrar a dinâmica das populações de peixes, embora a maioria destes estudos tem-se concentrado em pequenos córregos e/ou grandes lagos (Okubo & Levin 2001). Para minimizar esta situação, pode-se utilizar rios de grande porte, como o rio Madeira localizado na porção sudoeste da bacia Amazônica. Esse ambiente apresenta-se como um bom local para esta linha de investigação, pois apresenta forte particionalidade da ictiofauna, efeito demonstrado principalmente nos estudos de Torrente-Vilara (2009). Na pesquisa supracitada, o particionamento da ictiofauna esta vinculado ao trecho de corredeiras que este rio apresenta na sua porção média, fazendo com que a dispersão das espécies e o fluxo entre as populações sejam condicionados a esta característica da paisagem. Entretanto, diante de observações pessoais de campo, é possível que a condição de água branca, como classificado por Sioli, 1968, pode ser um fator controlador da dispersão e colonização das espécies de peixes nesta região. Atuações antropogênicas também interferem nestes fatores ecológicos, e mais uma vez, o rio Madeira apresenta-se como um palco apropriado para estes estudos científicos. Isso porque, atualmente, dois grandes empreendimentos estão sendo construídos em seu leito, com a finalidade de gerar energia elétrica (UHE Santo Antônio e Jirau) e em ambos ocorre a construção de uma barreira para a formação de reservatórios de água para manter a produção energética.

Diante desta contextualização, no primeiro capítulo procuramos investigar a real contribuição da compartimentação da assembléia íctica, através do estudo do particionamento da diversidade alfa, beta e gama, ao longo do gradiente longitudinal na bacia do rio Madeira. As hipóteses do referido capítulo preconizam: a) diversidade de peixes alfa e beta são distribuídas randomicamente nos rios amazônicos estudados, pois não há similaridade geomorfológica entre estes corpos d'água; b) a diversidade alfa de peixes é gerada primariamente em mesoescala, devido a diferenças na composição de espécies presente em escalas espaciais intermediárias (>50 km); c) a riqueza e abundância de espécies da bacia do rio Madeira tem uma forte influência de macroescala, devido a fatores geográficos e históricos de formação da bacia. O segundo capítulo trata de um teste da teoria neutra unificada da biodiversidade (UNTB), no contexto da distribuição de espécies de peixes do rio Madeira. Neste preconizamos a hipótese que a distribuição de abundâncias das espécies de peixes amazônicas seguem um padrão ZSM, devido a junção de alta riqueza de espécies em curtas escalas espaciais. Nestes dois capítulos, procuramos investigar o padrão de estruturação da ictiofauna do rio Madeira, embasando-se na

hipótese de que populações naturais apresentam estruturação compartimentada ao longo de um gradiente longitudinal, seguindo as hipóteses de partilha de nicho (Pianka, 1973); dos padrões de distribuição de abundâncias (Preston, 1948; Humbell, 2001) e processos migratórios (Wilson & MacArthur, 1963). O terceiro e último capítulo da tese apresenta um estudo sobre a estrutura funcional da assembléia íctica do rio Madeira. Neste capítulo, utilizamos a hipótese que admite as variações geomorfológicas de determinados locais como elementos contribuintes essenciais para estruturação de composição da ictiofauna, regulamentado por suas guildas tróficas. Todas as hipóteses dos três capítulos presentes nesta tese são fundamentadas no conhecimento empírico da heterogeneidade geomorfológica presente na bacia do rio Madeira. Pois, acreditamos que a investigação dos fatores geográficos associados aos reguladores estruturais ecológicos (partilha de nicho, denso dependentes, competitivos, evolutivos, e migração), pode revelar a base que sustenta e promove a estabilidade da alta diversidade na bacia. Com essas respostas, podemos traçar parâmetros que possam ser utilizados como medidas conservacionistas, para que os mecanismos promotores da alta riqueza de espécies da bacia Amazônica continuem atuando na região, mesmo com o avanço das descaracterizações ambientais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Borrvall, C., Ebenman, B. & Jonsson, T. 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecology Letters*, 3, (2) 131-136.
- Brown, J. H. Macroecology. University of Chicago Press. Chicago, 284p. 1995.
- De Marco JR. P., Um longo caminho até uma teoria unificada para a ecologia. *Oecologia Brasiliensis*, 10(1): 120-126. 2006.
- Elton, C .S. 1958 The ecology of invasion by animal and plants, Chapman & Hall, London.
- Goulding, M. The fishes and the forest: explorations in amazon natural history. Berkeley: University of Califórnia Press, 1980.
- Hanski, I. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models, and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*. 42: 17-38. 1991.
- Hanski, L.A.; Gilpin, M. E. Metapopulation biology, ecology genetics and evolution. Academic Press, San Diego. 512p. 1997.
- Helfman, G. S., Collete, B. B. Facey, D. E., Bowen, W. 2009. The diversity of fishes. Garsington Road, Oxford.
- Hubbell, S. P. 2001. A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography (Princeton Univ. Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, (XCIII)870: 145-159.
- Jansen, V. A. A. & Kokkoris, G. D. Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 6, (6) 498- 502. 2003.
- Magurran, A. E.; Henderson, P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422:714-716

- Matthews, T. J. and Whittaker R. J. 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecology and Evolution*, 4(11): pg 2263-2277.
- McIntoch, R. H. A. Gleason's 'individualistic concept' and theory of animal communities: a continuing controversy. *Biological Reviews* 70(2): 317–357. 1995.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3rd. Ed., W. B. Saunders Company, Philadelphia, PA, USA. 574 p.
- Okubo A., Levin S.A. 2002. The basics of diffusion. In: Okubo A, Levin SA (eds) *Diffusion and ecological problems: modern perspectives*, 2nd edn. Springer, New York, pp 10–30.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254–283.
- Pianka, E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*. Vol. 100, N° 910, 1966.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematic*. v.4, p. 53-74.
- Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1, 267-277.
- Shelford, V. E. 1913. *Animal communities in temperate America*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Torrente-Villara, G. Heterogenidade ambiental e diversidade ictiofaunística do trecho de corredeiras do rio Madeira, Rondônia, Brasil. Tese de doutorado. INPA, Manaus-AM, 2015.p. 2009.
- Winemiller, K. O., 1990. Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks. *Ecological Monographs*. 60(3), pp-331-367.

## CAPÍTULO 1

### BETA DIVERSITY DRIVES REGIONAL FISH SPECIES COMPOSITION IN AMAZONIAN RIVERS

Artigo submetido para o periódico *Ecology of Freshwater Fish*

ID: EFF-17-0020

João Alves De Lima Filho & Carolina Rodrigues Da Costa Doria

## 1. INTRODUCTION

Heterogeneity within the rich amazonian fauna has been intensively studied (Condit et al., 2002; Bridgewater, et al., 2004), and the varied topography, soil types, and cycles of seasonal flooding have been found to influence the species distribution at multiple spatial scales (Battle & Moura, 2012). The relationship between the area of a habitat and the number of species within that habitat can be estimated by various models (Gering et al., 2003), including the species–area model (MacArthur & Wilson 1967), population viability model (Shaffer, 1991), and the metapopulation model (Levins 1969; Hanski and Gilpin 1991). However, these models focus mainly on migration and population growth, and fail to consider the effects of diversity at different spatial scales.

Pioneering work by Whittaker (1960), which revealed dependency relationships between spatial scales and diversity, coupled with a report by MacArthur (1965), which defined the diversity within a habitat as alpha diversity and among habitats as beta diversity, emphasized the importance of considering the effects of diversity at different spatial scales. Subsequently, diversity was estimated based on additive partitioning (i.e., as the sum of alpha and beta diversity), rather than on multiplicative partitioning (i.e., as the product of alpha and beta diversity) at multiple spatial scales (Lande 1996; Allan, 1975; Gering et al., 2003). The influence of spatial scale on the distribution of a species is well known (Whittaker, 1960; Lande 1996; Gering et al., 2003), mostly based on studies that demonstrate the effect of environmental variability on the evolution of the life history of each species (Levin, 1992). The rates of dispersal of individuals are closely related to the distance between the environments (Arrington & Winewiller, 2006) and deterministic factors (e.g., the establishment of enterprises, geographical accidents, or natural conditions). Due to its contribution to global biodiversity and its scales of ecological phenomena, the Amazon region is ideal for investigating the effect of spatial scale on species distribution. By evaluating diversity at multiple spatial scales, it is possible to identify the contribution of sets of environmental conditions, monitor the formation of species diversity in the ecosystem, and identify phenomena that promote the distribution and maintenance of natural populations.

The Amazonian aquatic habitat systems are dynamic, being influenced by natural phenomena such as seasonal floods (Junk et al. 1989), types of water (muddy, clear, or black

waters, Sioli & Klinge, 1962), geographical features, and, recently, the construction of artificial reservoirs to generate electricity. The biological diversity of aquatic environments of the Amazon is high, due to the nonlinear relationship between natural phenomena and species richness. Studies aimed at detecting patterns of species diversity in these environments are complex, due to the highly dynamic nature of these aquatic environments, which affect the behavior of individual species.

Then, we used additive partitioning of species diversity (Crist & Veech, 2003) to test the following hypotheses: 1) the alpha and beta diversities of fish species are randomly distributed in the Amazonian rivers studied; 2) the alpha diversity of fish is generated mainly at the mesoscale, due to a difference in species composition in intermediary scales (>50km); 3) the richness and abundance of species of the Madeira River Basin have a strong influence at the macroscale, due to geographical factors (e.g., waterfalls and hydroelectric dams) and the history of formation of the basin.

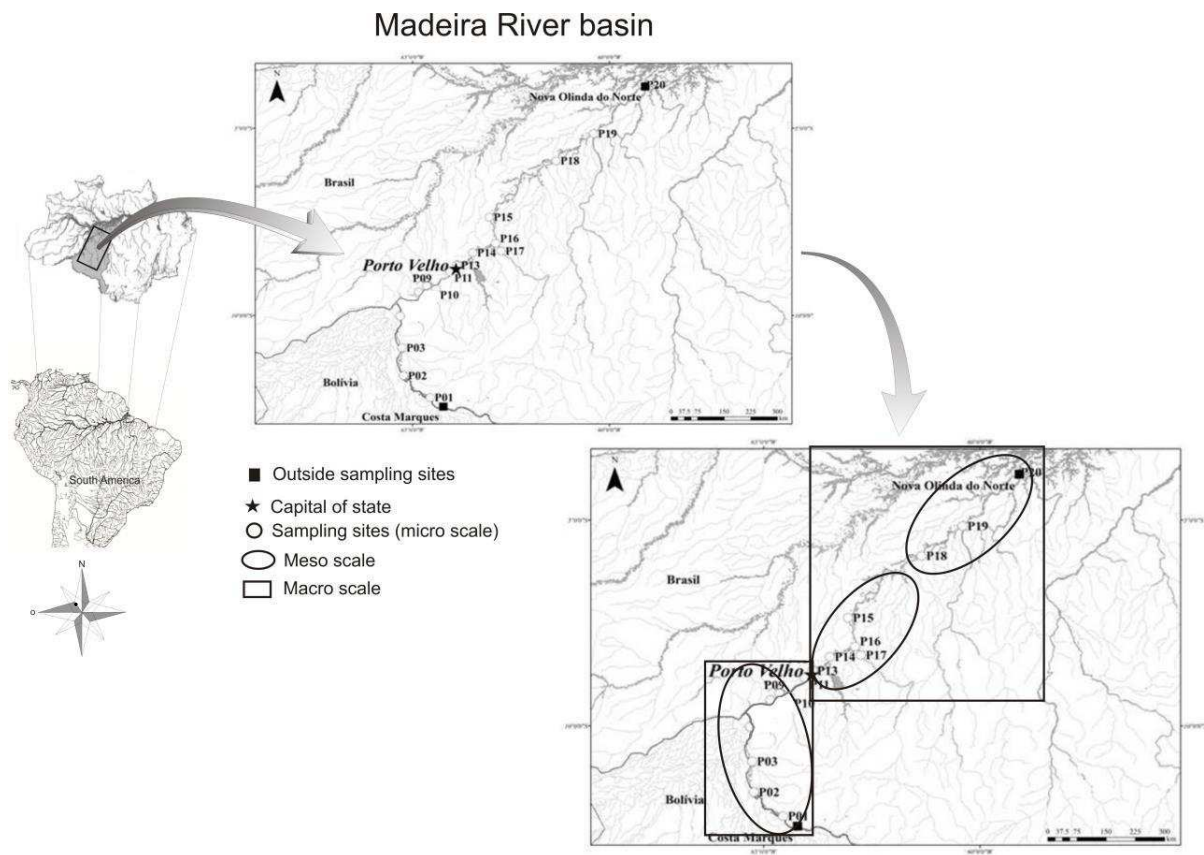


## 2. METHODS

### 2.1. Study area

This study was conducted in the southern central region of the Brazilian Amazon, over 33 months between 2008 and 2013. Fourteen experimental points were marked along a 823-km stretch in the catchment area of the Madeira River (Figure 1). The Madeira River Basin is formed by hundreds of micro-watersheds, which together introduce 31,200 m<sup>3</sup>/s of water into the main Amazon River floodplain. The key feature of the basin is the presence of turbid waters, which mainly originated from weathering sediments transported from the Andes (Torrente-Villara, 2009). This mosaic of limnological conditions provides a high diversity of aquatic fauna. The ichthyofauna of the Madeira River Basin is rated the richest on the planet, with a record of 1128 fish species (Queiroz et al., 2013).

**Figure 1:** Map depicting sampling sites in the Madeira River Basin, Brazilian Amazon.



Three sampling stations were located in the lower stretches of the Guapore River, in the Brazilian drainage of the Madeira River, and at the confluence of the Beni and Mamore Rivers. The Guapore River is characterized by having a large flooded area and several lakes and wetland areas next to the mouth (Souza-Filho, 1999). Due to the proximity of the Guapore River headwaters to the Brazilian Pantanal wetland, several of the physico-chemical, geographical, and biological characteristics are shared between these areas (Hamilton et al., 2002). Prior to 2011, the region downstream of the Madeira River (~100 km) contained a series of waterfalls and turbulent rapids, which were associated with high water flow from the Madeira River. Prior to the construction of dams, the waterfalls of the Madeira River were recognized as a geographical barrier for several species of fauna, mainly fish (Torrente-Villara, 2009).

These turbulent stretches vanished when two major hydroelectric plants were built on the Madeira River (UHE Santo Antônio and Jirau Hydroelectric Power), partially changing the landscape to artificial lakes. As the Santo Antonio and Jirau hydroelectric plants were completed in rapid succession (September 2011 and November 2012, respectively), the combined impact of the artificial events that disrupted the natural system of the Madeira River can be evaluated.

The final portion of the Madeira River is composed of a wetland that is seasonally flooded by the overflow of the Manicoré and Aripuanã Rivers. This area includes many meander lakes that are interconnected or isolated from the main body of water. The lower Madeira River is characterized by the presence the floodplain region, which has a proportionally greater volume of water than regions upstream of the Madeira River Basin. We used these geographical characteristics of the basin to delimit the scales (micro, meso, and macro) for evaluating the hierarchy of diversity.

Biological data collection- Sampling was performed by the Laboratory of Ichthyology and Fisheries, Universidade Federal de Rondônia (UNIR), within the scope of the program for the conservation of the ichthyofauna of the Santo Antônio Energia (SAE)/UNIR/ Fundação Rio Madeira (RIOMAR) collaborative program and SAE/Instituto de Estudos e Pesquisas do Agronegócio Rondoniense/UNIR contract). At collection sites, the samples were collected using standard procedures, with both active (seine nets and dip nets) and passive (gillnets) gear. All sampling was standardized, using gear of a specified size and defined methods of operation and

timing. The gill net used was 10m wide and 1.5m high, with a mesh size of 30 to 200 mm between knots. Gill nets were deployed for 24 consecutive hours at each sampling point, totaling 480 m<sup>2</sup> of sampled area. The seine nets used were 10m long and 1.5m high, with a mesh size of 5 mm between knots. Seine nets were deployed near the shore, at locations previously established by the collector at the time of sampling. Seine nets were deployed three consecutive times per sampling point. Dipnets, with a diameter of 2 m, were used near the shore to explore microhabitats that were difficult to access. Dipnet sampling was performed by only one collector, with 30 minutes per sampling unit, in a sample area of 30 m<sup>2</sup>. All specimens were identified and deposited in the ichthyological collection of the Universidade Federal de Rondônia.

## 2.2. Data analysis

Because hydroelectric power plants were constructed during the study period, we performed the analysis in two phases, one corresponding to the 15 months prior to construction of the dams, and the other spanning 19 months after construction. This procedure was necessary, due to the disappearance of the Teotonio waterfall (limit for the block of macroscale pre-filling) and appearance of the Santo Antônio dam (limit for the block of macroscale post-filling). To test the hypothesis that there is a high rate of dissimilarity among species compositions at different sampling sites, we calculated the difference between the total number of species in section  $i$  (distance between sampling sites) and the number of species that coexist in parallel point  $b$  (sampling point), following the formula:

$$\rho = X_i - X_b \quad \text{||} \quad i \rho = X_i - X_b \quad \text{||} \quad i \quad \text{(Equation 1)}$$

where:  $\rho$  = number of non-coexisting species between the pair of sampling points;  $X_i$  = total number of species at that point  $i$ ;  $X_b$  = number of coexisting species between sample points  $b$  and  $i$ .

The number of non-coexisting species between the pair of sampling points was calculated using the point with the shortest distance from the mouth of the Madeira River, and its immediate subsequent point (e.g., couples  $i$ || $b$ ;  $i+1$ || $b+1$ ;  $i+2$ || $b+2$ ...). It is recommended that the rates of non-coexistence be calculated starting from a fixed point near the mouth of the river, because the probability of finding the same species is thought to be higher in short distances close to the

mouth of the river. Next, we explored the relationship between the number of different species in the region between the points used in the calculation (in kilometers), following the course of the body of water.

For the hierarchy diversity study, we divided the study area into three blocks, according to variations in geographical features that form the landscape of the region (Crist & Veech, 2003). In this way, the study area was divided at the macroscale based on a natural landform (i.e., the Teotônio Waterfall) that divides the region in two regions (upstream and downstream). In the period following construction of the dams, we used the artificial barrier of the Santo Antonio Hydroelectric Plant as the reference point for dividing experimental blocks (upstream and downstream) at the macroscale. The mesoscale blocks encompass three ecoregions characterized by the composition of the landscape: the floodplain of the Lower Guaporé River; stretches of rapids of the Upper Madeira River, between the municipalities of Guajará-Mirim and Porto Velho; and the floodplain of the Lower Madeira River, near its confluence with the Amazon River. The microscale corresponds to the sum of individuals and species caught by all sampling gear at each sampling point.

Due to the mathematical properties of the relationship between the abundance and richness of biological data and the imbalance between these components when divided into several spatial scales, the additive model was chosen (MacArthur et.al., 1966), and the alpha, beta, and gamma diversity are defined by the following equation:

$$\gamma = \beta + \alpha \quad (\text{Equation 2})$$

Thus, the number of species collected in each sampling point was considered as a measure of  $\alpha^1$ . The richness of species caught in blocks at the mesoscale was defined as  $\alpha^2$ , and the number of species collected in the macroscale was defined as  $\alpha^3$ . The difference between  $\alpha^1$  and  $\alpha^2$  was established as a parameter for  $\beta^1$ , and the difference between  $\alpha^2$  and  $\alpha^3$  was considered as a measure of  $\beta^2$ . Finally, the difference between  $\alpha^3$  and  $\gamma$  was considered as a measure of  $\beta^3$ .

Conceptually, the diversity of the range ( $\gamma$ ) is given as the sum of elements of diversity at several scales, given by the model:

$$A^1 + \beta^1 + \beta^2 + \beta^3 = \gamma \quad (\text{Equation 3})$$

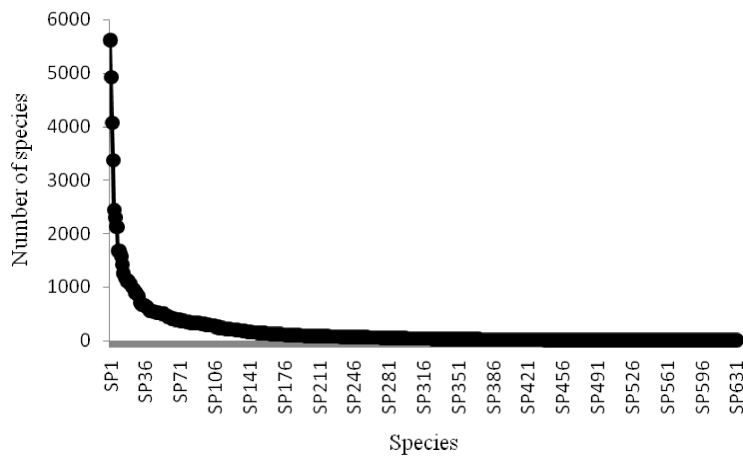
Due to variation in the conceptual algorithm of diversity descriptors, we decided to equalize the community attributes, based on previous recommendations (Florentino & Penha, 2011). Thus, we measured the species richness (i.e., number of species), Shannon-Wiener index, and the Simpson index.

To evaluate hierarchical diversity, we used the function *adipart*, which is available in the package ‘vegan’, R software (R Core Team, 2014). In this analysis, we used uniform weights for each descriptor of the diversity analyzed. Subsequently, we tested the hypothesis that diversity in a hierarchical species does not differ from that observed in a random-order species. To do this, we used the algorithm based on the null models, with 999 random procedures, and a two-tailed test with a significance level of  $\alpha=0.05$ . The results obtained from the sequence of calculations described above provide insight into the  $\beta$  diversity in different blocks of partitioning (i.e., at different spatial scales).

### 3. RESULTS

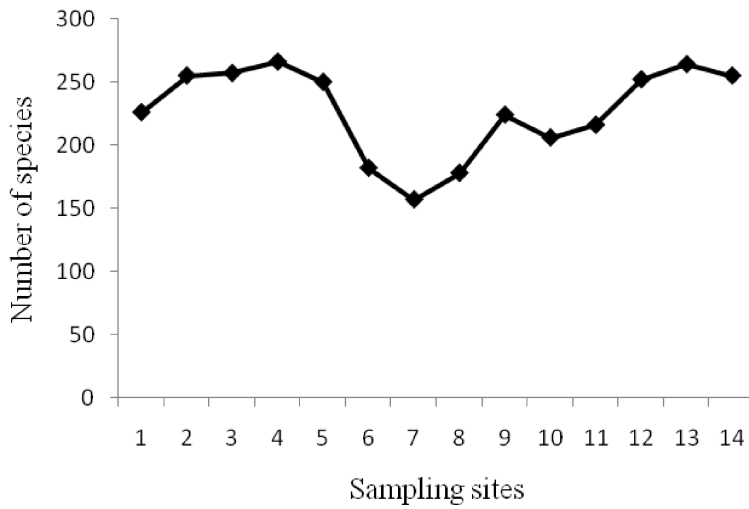
General characteristics of the assembly - During the study period, a total of 106,286 fish, distributed in 13 orders, 46 families, and 632 species, were collected. In the experimental samples, 42.8% of the total number of species caught were regarded as being rare, with abundances of fewer than 20 individuals; 68% were considered as being intermediate, with abundances of more than 20 and fewer than 2000 individuals; and 1.2% were considered as being dominant, with more than 2,000 individuals (Figure 2).

**Figure 2.** Dominance curve of the numerical abundance of species recorded in the Madeira River Basin.

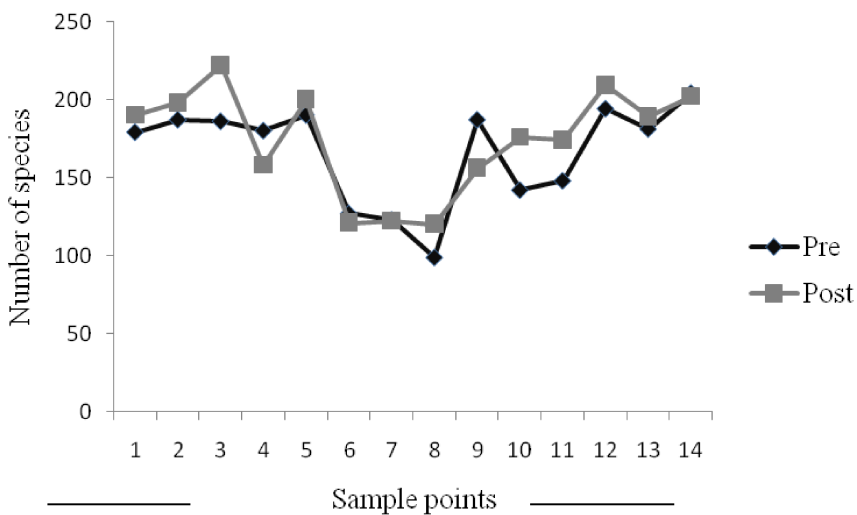


We noticed symmetrical variations in species richness ( $S$ ), with a minimum of 35 and maximum of 266 species being detected at the sampling points. In addition, there was greater variation in assemblages at points located in the stretch of rapids than at points located in the floodplain (Figure 3). This pattern did not change between pre- and post-filling (Figure 4). Geographically closest points had a higher amplitude of variation in the number of non-coexisting species, while farthest points had a stable number of non-coexisting species (Figure 5), exceeding 50%. We observed differences in species composition at small spatial scales, when points with distances of less than 40 km showed differences of up to 69% in species composition (Figure 6). Points further away from each other, with distances of between 150 and 400 km, showed differences in species composition varying from 54% to 62% of the total richness present in pairs of points analyzed.

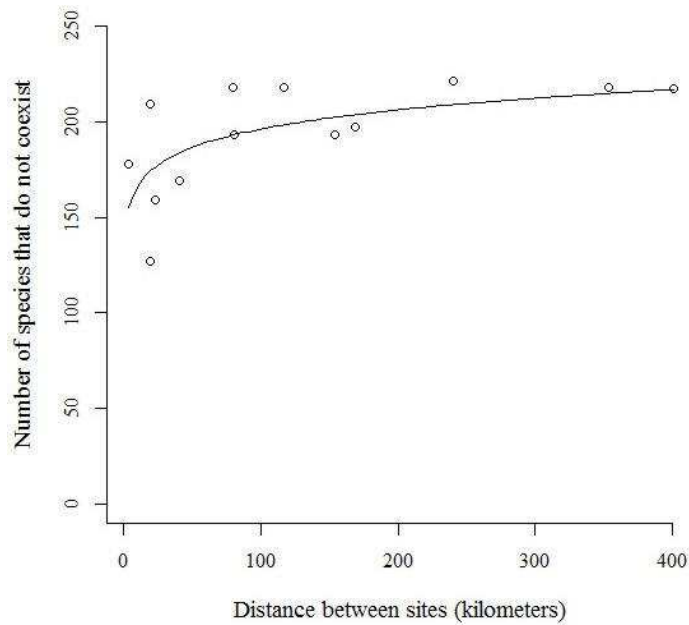
**Figure 3:** Species richness recorded from 2008 to 2013 in the sampling sites in the Madeira River Basin. Sampling sites located in the floodplain region are underlined, and an absence of underlining indicates sites located in the waterfall region.



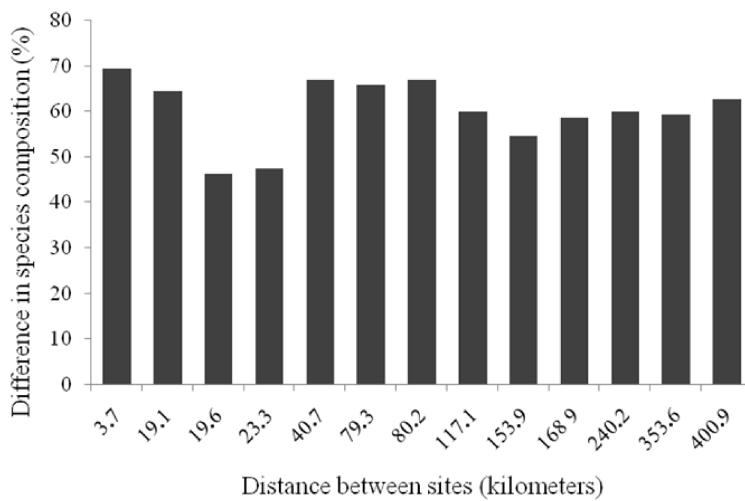
**Figure 4:** Species richness values recorded at the sampling sites during the pre-filling (black line) and post-filling (grey line) phases of the Madeira River Basin. Sampling sites located in the floodplain region are underlined, and an absence of underlining indicates sites located in the waterfall region.



**Figure 5:** Number of non-coexisting species between pairs of sampling sites, according to spatial distance (km) from the Madeira River mouth (0 km).



**Figure 6:** Difference in species composition (given as percentage) between pairs of sampling sites as a function of the spatial distance (km) between the sites.

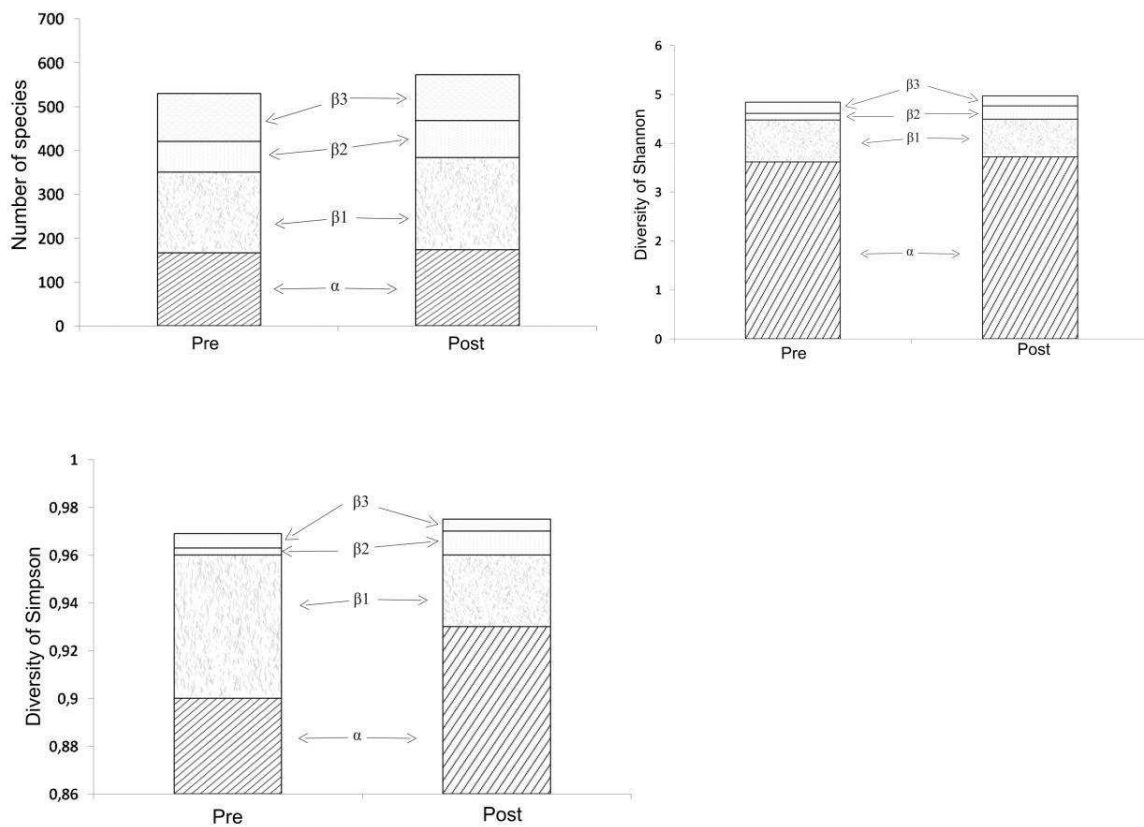


Additive partitioning of diversity - in the pre-damming of the Hydroelectric dams (UHEs), the hierarchical partitioning of diversity varied between the micro-, meso-, and macro-scales. This variation was observed for the analysis of species richness and of species diversity



(using the Shannon-Wiener and Simpson index). In general, microscale habitats showed lower values of diversity than expected in random samples ( $p < 0,001$ ; Table 1 and 2). Furthermore, the larger scales (mesoscales and macroscales) showed higher diversity levels than expected by chance ( $p < 0,001$ ; Table 2 and 3). Alpha ( $\alpha$ ) diversity was the highest type of diversity when diversity was calculated using the Shannon-Wiener index and Simpson index; however, when diversity was calculated based on species richness,  $\beta_1$  (i.e., microscale) diversity was highest. For the Shannon and Simpson index,  $\beta_1$  was less than  $\alpha$  and greater than  $\beta_2$  (i.e., mesoscale diversity) and  $\beta_3$  (i.e., macroscale diversity;  $p < 0.001$ ; Table 1 and 2). Assessing diversity in hierarchical post-filling showed the same pattern observed for the pre-filling (Figure 7).

**Figure 7:** Alpha and beta diversity values obtained from species richness, Shannon-Wiener, and Simpson diversity indexes during the pre- and post-filling phases, at micro ( $\beta_1$ ), meso ( $\beta_2$ ), and macro ( $\beta_3$ ) scales.



We observed only variations in values between the pre and post-filling of reservoirs (Table 1 and 2). The  $\alpha$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ , and  $\beta_3$  parameters made the greatest contribution to gamma

diversity ( $\gamma$ ) at the microscale, followed by the mesoscale, when diversity was calculated using the Shannon-Wiener index and Simpson index. This result did not change when the pre- or post-filling richness (as calculated using the Shannon and Simpson index) was analyzed. For species richness, the greatest effective contribution occurred at the mesoscale, followed by the microscale and then the macroscale (Table 1 and 2).

**Table 1:** Beta diversity ( $\beta$ ) values obtained at several spatial scales in the Madeira River Basin. The observed and expected values, difference from lower scale level, and contribution to  $\gamma$  are indicated for the pre-filling phase of the Santo Antônio and Jirau reservoirs.

<b>Pre-filling</b>					
<b>Parameters</b>	<b>Scale</b>	<b>Observed value</b>	<b>Expected value</b>	<b>Difference from lower level</b>	<b>Contribution to <math>\gamma</math> (%)</b>
<i>Richness (S)</i>					
A	Sampling site	166.20	328.50	18.50	31.30
$\beta_1$	Among sampling sites	184.70	119.20	114.70	34.80
$\beta_2$	Among ecoregions	70.00	39.80	39.00	13.20
$\beta_3$	Among regions	109.00	30.80	421.00	20.70
$\Gamma$	<b>Total</b>	530.00			
<i>Shannon (H')</i>					
A	Sampling site	3.62	4.70	2.70	74.60
$\beta_1$	Among sampling sites	0.85	<0.10	0.70	17.50
$\beta_2$	Among ecoregions	0.10	<0.10	<0.10	2.80
$\beta_3$	Among regions	0.20	<0.10	4.30	5.10
$\Gamma$	<b>Total</b>	4.60			
<i>Simpson (D)</i>					
A	Sampling site	0.90	0.90	0.80	92.70
$\beta_1$	Among sampling sites	<0.10	0.00	<0.10	6.10
$\beta_2$	Among ecoregions	<0.10	<0.10	<0.10	0.30
$\beta_3$	Among regions	<0.10	<0.10	0.90	0.60
$\Gamma$	<b>Total</b>	0.90			

**Table 2:** Beta diversity ( $\beta$ ) values obtained at several spatial scales in the Madeira River Basin. The observed and expected values, difference from lower level, and contribution to  $\gamma$  are indicated for the post-filling phase of the Santo Antônio and Jirau reservoirs.

Richness (S)	Scale	Post filling			Contribution to $\gamma$ (%)
		Observed value	Expected value	Difference with lower level	
A	Sampling site	174.00	368.51	399.00	30.30
$\beta_1$	Among sampling sites	210.20	121.53	362.80	36.60
$\beta_2$	Among ecoregions	83.60	40.70	2.70	14.50
$\beta_3$	Among regions	105.00	42.00	531.00	18.60
$\Gamma$	<b>Total</b>	573.00			
<i>Shannon (H')</i>					
A	Sampling site	3.70	4.90	1.20	74.60
$\beta_1$	Among sampling sites	0.70	<0.10	4.20	15.40
$\beta_2$	Among ecoregions	0.25	<0.10	<0.10	5.40
$\beta_3$	Among regions	0.20	<0.10	4.70	4.60
$\Gamma$	<b>Total</b>	4.90			
<i>Simpson (D)</i>					
A	Sampling site	0.90	0.90	0.90	94.80
$\beta_1$	Among sampling sites	<0.10	<0.10	<0.10	3.00
$\beta_2$	Among ecoregions	<0.10	<0.10	<0.10	1.00
$\beta_3$	Among regions	<0.10	<0.10	0.90	0.50
$\Gamma$	<b>Total</b>	0.90			

#### 4. DISCUSSION

Fish assemblage Composition characteristics -The physical landscape of the Amazon region varies over short spatial scales (Lima-Filho, 2009; Lima-Filho, 2011; Torrente-Vilara, 2009; Pouilly et al, 2004). In this study, we found that this variation in landscape drives the high variation in the number of non-coexisting species at short spatial scales in the Madeira River Basin. In agreement with previous studies (e.g., Devies et al., 1997 (beetles), Hugueny & Lévêque, 1994 (fish), and Silva & Silvestre, 2004 (ants)), the differences in composition over short scales found in our study reveal the environmental importance of the microhabitat in directing the structure of fish species in the Madeira River Basin. For example, a striking feature of the basin is the presence of small creeks connected to the main channel. These bodies of water usually have short extensions (<10 km) and physical and structural differences from the main channel. In these environments, smaller species, with high rates of endemism, low displacement capacity, and high dependency on microhabitats are common (Böhlke et al, 1978; Castro, 1999). The main channel supports both smaller and larger species (such as catfish, which can exceed 400 pounds), with a high potential for displacement (Torrente-Vilara, 2009, Barthem and Goulding, 1997). The difference in species composition between the main channel and its tributary is one example of the many forms of environmental heterogeneity at the microscale, and this heterogeneity increases the potential for non-coexisting species at short distances and higher local diversity due to niche occupation.

At the macroscale (>100 km) within the basin, the variation of habitat seems to have less effect on the rate of coexistence of species, due to the proportionally lower value when compared to the meso- and micro-scales. Migration seems to have a greater effect on the non-linear relationship between spatial distance and the lack of coexistence of species among populations. Furthermore, as postulated in metapopulation models (Hansk & Douglas, 1991) and in the theory of island biogeography (MacArthur & Wilson, 1967), the movement of species determines the rates of colonization and extinction. However, these models do not clarify the high variation in the composition at small spatial scales.

Based on our results, we infer that diversity is a variable that is closely related to, among other factors, heterogeneity of habitat over short spatial scales. At large scales, the rate of migration of species present greatly contributes to the general model that defines the rate of

coexistence. For example, the giant catfish (*Brachyplatystoma* spp.) has high rates of movement into the main channel of the Madeira River (Barthem and Goulding, 1997), and greatly influences species composition at large spatial scales. However, these catfish are unable to colonize the smaller tributaries adjacent to the main channel, because of their large body size. In these small tributaries, our field observations suggest that niche occupation is influenced by habitat heterogeneity and also by inter- and intra-specific relationships. Then, the regulation of the composition of species of giant catfish promotes in all of the extensions its displacement will be homogeneous. Within the microhabitats in the tributaries, differences between the physical composition of points over short scales determine the types of biological relationships that promote diversity.

Relations of additive diversity in assemblage - We rejected the hypothesis that alpha and beta diversity are randomly distributed in the Madeira River Basin. In addition, we rejected the hypothesis that gamma diversity originates at the macroscale, which includes structural factors such as waterfalls and dams. This pattern did not differ between pre- and post-filling, suggesting that the physical barriers caused by natural or artificial features have local effects on richness and abundance in the Madeira River fish assemblages. However, our study only examined changes over a short time interval (two years), and the construction of reservoirs might affect the structure of fish assemblages after longer periods on the Madeira River. It is possible that modifications in the composition and abundance of species in the meso- and macro-scales could occur in future years, as the factors underlying selection of species in reservoirs act slowly on certain artificial reservoirs (Tundisi, 1993; Agostinho et al. 1999; Agostinho et al., 2008).

Two main findings contribute to the rejection of the hypothesis that gamma diversity originates at the mesoscale: a) the existence of high variation in species composition between the micro-, meso-, and macro-scales and b) the high richness of species with a low percentage of dominance among the sampling points. The variation in the composition of species over short spatial scales is due to the combined effects of geographical and evolutionary events. For example, changes in the chemical and physical properties of water in the Madeira River Basin can be observed at scales of smaller than 20 km, such as those found between igarapés (streams of the Amazon) and the main channel (the Madeira River). The relationship between high species richness and low dominance observed in sampling points of this study shows that

predation, competition, and migration are balanced in the Amazonian fish assemblage. If this were not the case, several species would dominate and others would be considered rare (May, 1975). Florentino & Penha (2011) found similar results in their research in the floodplain of the Pantanal, a region where the richness and dominance of species converge to generate high diversity. Some of the ecological attributes of the Pantanal floodplain are shared with waterbodies of the Madeira River Basin, especially those present in the southeast portion. Extensive floodplain regions, which are associated with numerous adjoining lakes connected to the main channel, are the most striking geomorphologic feature of the region. Also, both the floodplain and Madeira River exhibit large quantities of aquatic vegetation in marginal regions of the aquatic environments. These areas promote the high rate of diversity within the sampling points. As in the Pantanal Basin, the environments we examined in this study are rich in resources, which enhances structural complexity, favoring reproduction and minimizing predation (Winemiller & Jepsen, 1998; Lowe-McConnell, 1999; Florentino & Stone, 2011).

Additive partitioning of species diversity models has proven to be a robust tool for detecting parameters that determine the regional diversity of the Madeira River. Furthermore, our study highlights the importance of microhabitats and their physical and chemical heterogeneity on the structure of the fish assemblage composition. Therefore, preserving these environments is of extreme importance for maintaining high levels of diversity of fish species in the Madeira River Basin, and also in other regions of the Amazon.

## 5. LITERATURE CITED

Allan, J. D. (1975). Components of diversity. *Oecologia* (Berlin) 18:359–367.

Agostinho, A. A., Fernando M. P. and Luiz C. G. (2008). Dams and the fish fauna of the neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*. 68(4): 1119 – 1132.

Agostinho, A. A., Miranda, L. E., Bini, L. M., Gomes, L.C., thomaz, S. M. and Suzuki, H. I. (1999). Patterns of colonization in neotropical reservoir, and prognoses on aging. *In*: Tundisi, J. G. and Straskraba, M. eds. Theoretical reservoir ecology and its applications. São Carlos, Brazilian Academico Science and Backhuy.

Arrington, D. A., and Winemiller, K. O. (2006). Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25:126–141.

Barthem, R., and Goulding, M., (1997). *Os Bagres Balizadores: Ecologia, Migração e Conservação de Peixes Amazônicos*. Sociedade Civil Mamiraua, Brasília, Cnpq, Tefe, AM, Brazil.

Bridgewater, S., Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. (2004). Biogeografic patterns,  $\beta$ -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and conservation*. 13: 2295-2318.

Castro, R. M. C., (1999). Evolução da Ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. *In*: Caramashi, E. P.; Mazzoni, R.; Peres-Neto, P.R.; Ecologia de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis. 6:139-155.

Condit, R, Pitman, N., Leigh, Jr. Chave, J., Terborgh, J. Foster, R. B., Núñez, P., Aguilar, S. Valencia, R. Villa, G., Muller-Landau, H., Losos, E., Hubbell, S. Beta- Diversity in Tropical Forest Trees. *Science*, 295:666-669.

Bohlke, J. E., Weitzman, S. H. and Menezes, N. A., (1978). Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica*, 8(4): 657-677.



- Davies, J. G., N. E. Stork, M. J. D. Brendell, and S. J. Hine. (1997). Beetle species diversity and faunal similarity in Venezuelan rainforest tree canopies. Pages. 85–103 in N. E. Stork, J. Adis, and R. K. Didham, editors. *Canopy arthropods*. Chapman and Hall, London.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B. et al. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–669.
- Crist, T. O. and Veech, j. A. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*.17(2): 488-499.
- Florentino, A. C. and Penha, J. (2011). High beta diversity of fishes in vegetated littoral zones of floodplain lakes in the Cuiaba' River Basin, northernPantanal, Brazil. *Hydrobiologia*. 671(1):137-146.
- Gering, J. c., Thomas o., Crist. and Joseph A. Veech. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17(2): 488-499.
- Hanski, I., and M. Gilpin. (1991). *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London.
- Hamilton, S. K., Simppel, S. J., and Melack, J. M. (1999). Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research*. V.107, 1-14pp.
- Hugueny, B. and Lévêque, C. (1994). Freshwater fish zoogeography in West Africa: Faunal similarities between river basins. *Environmental Biology of Fishes*, 39 365-380.
- Junk, W. J, Peter B. Bayley, and Richard E., Sparks. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. in D. P. Dodge [ed.] *Proceedings of the international Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106.
- Lima-Filho, J. A. (2009). Estrutura da ictiofauna e condições limnológicas em ambientes de erosão e deposição de uma ilha no curso médio do rio das mortes – MT. *Monografia*. Nova Xavantina-MT. 60p.

- Lima-Filho J. A., Martins J., Arruda R., Carvalho L.N. (2012). Airbreathing behaviour of the jeju fish *Hoplerythrinus unitaeniatus* in Amazonian Streams. *Biotropica* 44:512–520
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5–13.
- May, R. M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M. L. and Diamond, J. M. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press: Cambridge, 81-120
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237–240.
- Levin S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–67.
- Lowe-McConnell, R. H., (1999). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Edusp, São Paulo.
- MacArthur, R., H. Recher and M. Cody, (1966). On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319–332.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Pouilly, M., Barrera, S., and Rosales, C. (2006). Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68, 137-156.
- R Development Core Team. (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Peleja, J. R. P., and J. M. S. Moura. (2012). *Estudos integrativos da Amazônia – EIA*. São Paulo, Acquerello.

Shaffer, M. L. (1991). Population viability analysis. Pg. 107–118 in: D. J. Decker., editor. West view special studies in natural resources and energy management: challenges in the conservation of biological resources. West view Press, Boulder, Colorado.

Silva, R. R. and Silvestre, R. (2004). Riqueza de fauna de formigas (Hymenoptera: Formicidae) que habita as camadas superficiais do solo em Seara, Santa Catarina. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 44(1): 1-11.

Queiroz, M. M. A, Horbe, A. M. C., Moura, C. A. V. (2011). Mineralogia e química dos sedimentos de fundo do médio e baixo rio Madeira e de seus principais tributários- Amazonas-Brasil. *Acta Amazônica* 41(4) 453- 464.

Sioli H., Klinge H., (1962). Solos, Tipos de vegetação e águas na Amazônia. *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi* 1: 27–41.

Sioli, H. (1968). Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1, 267-277.

Souza-Filho, P.W.M, Quadros, M.L.M, Escandolara, J.E., Silva-Filho, E.P., and Reis, M.R. (1999). Compartimentação morfoestrutural e neotectônica do sistema fluvial guaporé-mamoré-alto madeira, Rondônia-Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*. 29(4): 469-476.

Tundisi, J. G. (1993). Represas do Paraná superior: Limnologia e bases científicas para o gerenciamento. Conferência de limnologia, Andrés Baltovskoy & Hugo López (Ed.). La plata, argentina.

Torrente-Villara, G. (2009). Heterogenidade ambiental e diversidade ictiofaunística do trecho de corredeiras do rio Madeira, Rondônia, Brasil. *Tese de doutorado*. INPA, Manaus-AM.

Winemiller, K. O. and Jepsen D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* 53(Supplement A): 267–296.

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279–338.

## **CAPÍTULO 2**

### **A DISTRIBUIÇÃO NEUTRA DE PEIXES AMAZÔNICOS**

João Alves de Lima Filho & Carolina Rodrigues da Costa Doria

## 1. INTRODUÇÃO

Os fatores que regulam as abundâncias e distribuição das populações naturais ao longo do espaço-tempo são objetos de estudo de ecólogos há várias décadas (Frank & Leggett, 1994; Winemiller & Jepsen, 1998; Dingsor et al., 2007). Como resultado, a ecologia de comunidades apresenta atualmente um suporte teórico amplo, com a proposição de diferentes teorias aplicáveis aos ecossistemas naturais (Peterson, 2001; Stockwell, 2006). As contribuições de Preston (1948), por exemplo, demonstrou de forma pioneira e eficiente a forma de distribuição de abundâncias (SAD) e diversidade das populações em escala local e regional, sob o modelo lognormal. Para isso, Preston (1948) utilizou dos conhecimentos já existentes sobre diversidade funcional, teoria de amostragem, conceitos de resistência da comunidade e genética de populações (Wilson, 1991). Alguns anos após, MacArthur & Wilson (1967) fundamentaram a bem conhecida “Teoria de Biogeografia de Ilhas”, que discute as relações entre riqueza de espécies, tamanho de fragmentos, nicho, e equilíbrio dinâmico entre imigração e extinção, para prever a distribuição potencial das espécies. Apesar de ambas as teorias serem bem aceitas, muitas críticas foram geradas, principalmente por envolver parâmetros potencialmente imensuráveis em atividades de campo.

A teoria capaz de prever suficientemente o padrão de distribuição de uma determinada comunidade/assembléia deverá envolver parâmetros que relacionem a competição intra e interespecífica, imigração, natalidade e mortalidade, diversidade funcional e principalmente escala temporal (Vepsalainen & Spence, 2000). Nesta perspectiva, Hubbell 2001 em seu livro (The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography) propôs uma unificação teórica para a estrutura da distribuição da biodiversidade, unindo conhecimentos adquiridos sobre a abundância relativa das espécies (Preston 1948; May, 1975), e aspectos de biogeografia de ilhas de MacArthur & Wilson (1967). A principal premissa da Teoria Neutra da Biodiversidade (UNTB) sugere que espécies de

uma determinada comunidade seguem a distribuição multinomial de soma zero (ZMS). Sua característica peculiar deriva do fato que distribuições de abundâncias observada em uma ZMS, pode apresentar um padrão de série geométrica, log-série ou lognormal, de acordo com determinados parâmetros do modelo teórico (De Marco Jr., 2006). Nesse sentido, a teoria é fortemente fundamentada no princípio que os processos de colonização, extinção e restrições de dispersão dos indivíduos podem explicar a distribuições das espécies no espaço-tempo. A UNTB prediz que os padrões observados na relação espécie-área são dependentes da escala e que é analisada, de forma a promover sustentação entre grupos filogenéticos antigos e recentes. Nesta linha, que grupos filogeneticamente mais antigos são mais abundantes e bem distribuídos, quando comparado aos grupos mais recentes, exemplos de espécies raras e endêmicas (De Marco Jr., 2006).

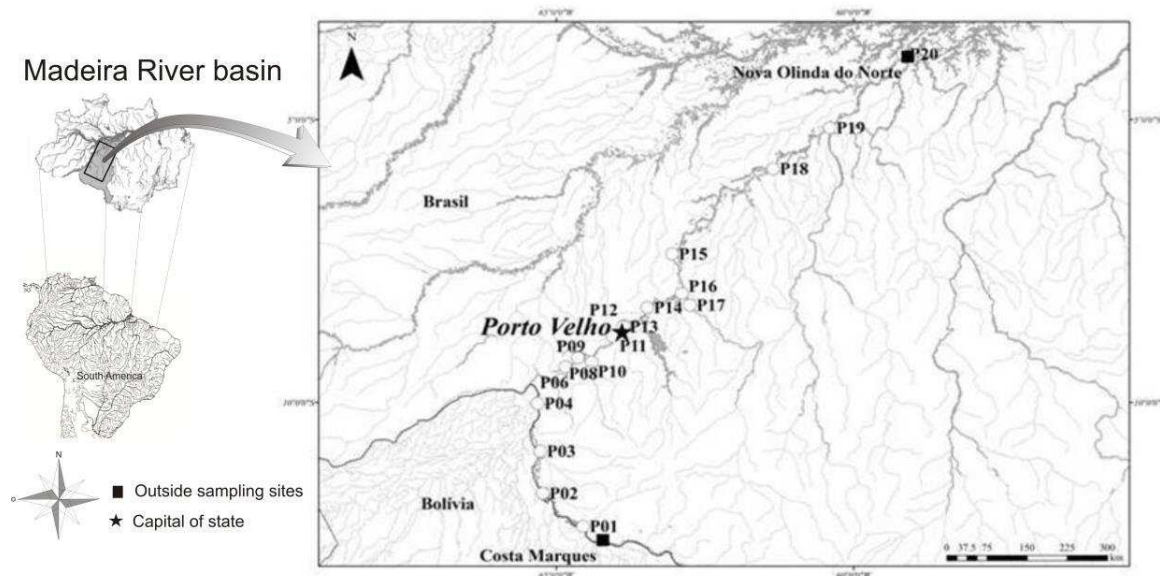
Os peixes amazônicos são bem conhecidos e recomendados para testes potenciais de predição sobre teorias ecológicas. Pois esse estrato de fauna apresenta alta quantidade de espécies em curtas escalas espaciais (Queiroz et al. 2013, Torrente-Vilara, 2009), com grande capacidade de dispersão. Essa característica associado à forma de conexão entre os ecossistemas aquáticos amazônicos de pequeno e grande porte (rio Amazonas, Negro e Madeira), torna o ambiente ainda mais propício para investigações no âmbito de teorias SADs. Nestas vias de acesso são estabelecidas intrínsecas ligações entre as metacomunidades de zonas de alta produtividade (regiões de planícies de inundação) e baixa produtividade (regiões de cabeceiras). Diante disso, preconizamos a hipótese que a distribuição das abundâncias das espécies de peixes amazônicas segue um padrão neutro, devido a junção de alta riqueza de espécies em curtas escalas espaciais, a forma de conexão entre metacomunidades que os rios amazônicos proporcionam. Por fim, o objetivo deste trabalho é testar a capacidade preditiva da UNTB, quando comparado a um modelo de alto potencial explicativo de distribuição de abundâncias (modelo lognormal).

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo

Nós utilizamos dados referentes ao número de espécies e suas respectivas abundâncias provenientes de 14 pontos amostrados ao longo da bacia do rio Madeira (Figura 1). As replicas temporais foram garantidas com a execução de sete eventos de coleta entre os anos de 2008 a 2011, respeitando os períodos de seca e cheia anuais. A região de amostragem é localizada na porção centro sul da Amazônia Brasileira, e se conecta aos demais ecossistemas Amazônicos através do rio Madeira, seu principal canal. Os pontos se distribuem em uma extensão de 1823 km nas regiões montante, médio e jusante da bacia. O trecho incorpora áreas de planície de inundação, região de corredeiras (cachoeiras e águas perigosas) e tributários de pequeno porte (córregos). A reunião destes habitats em uma mesma bacia proporciona alta diversidade de fauna aquática, confirmado pelo estudo de (Queiroz *et al.*, 2013), com o registro de 1128 espécies de peixes na bacia.

**Figura 1.** Mapa geográfico demonstrando as estações de coleta de peixes em diversos rios que compõem a bacia do rio Madeira, na Amazônia brasileira.



## **2.2. Coleta de dados biológicos**

As coletas foram realizadas pela equipe do laboratório de ictiologia e pesca da Universidade Federal de Rondônia dentro do escopo do programa de conservação da ictiofauna da empresa Santo Antônio Energia, convênio Universidade Federal de Rondônia/ Fundação Rio Madeira. No procedimento metodológico, nós utilizamos padronização de esforço amostral de captura para todos os pontos. A padronização de esforço ocorreu utilizando equipamentos de tamanho e aplicação fixos. As redes de espera, por exemplo, apresentam 10 metros de comprimento, e 1,5 metros de altura, com malhas de 30 a 200 mm entre nós opostos. Este equipamento foi disposto por 24 horas consecutivas em cada ponto amostral. A rede de cerco, com 10 metros de comprimento por 1,5 metros de altura e malhas de 5 mm entre nós, foi utilizada próximo as margens em locais previamente estabelecidos pelo coletor no momento da amostragem. Este equipamento foi empregado realizando três lances consecutivos por ponto amostral. Já o puçá, possui o perímetro de 2 metros, e foi utilizado próximo a margem explorando os micro habitats de difícil acesso. Este apetrecho foi empregado por apenas um coletor no tempo padronizado de 30 minutos por unidade amostral, em uma área amostral de 30 m<sup>2</sup>. Todos os exemplares foram identificados e depositados na coleção de peixes da Universidade Federal de Rondônia.

## **2.3. Análises de dados**

Para testar o padrão coesivo da distribuição de abundâncias das espécies ícticas a teoria ZSM e lognormal, nós utilizamos os dados completos provenientes das coletas (matriz que apresenta espécies dominantes e raras). Esta matriz foi reduzida em suas assimetrias, utilizando a logaritimização dos valores de abundância de indivíduos. Após esse processo, aferimos o ajuste à forma de distribuição de frequências de abundâncias, utilizando o teste Qui-quadrado sob a distribuição de Poisson e utilizando o método de *minimum* Qui-quadrado. Posteriormente, ajustamos



a SAD ao modelo de distribuição lognormal, que atualmente com os auxílios dos softwares e rotinas algorítmicas disponíveis, é uma tarefa simples, uma vez obedecendo ao método descrito no parágrafo anterior. O ajuste da ZSM aos dados foi efetuado utilizando o método de máxima verossimilhança, estimando primeiramente o parâmetro fundamental da biodiversidade  $\theta$ . Este é parâmetro base para estimativas posteriores, e representa:

$$\theta = 2 \times J_m \times v \quad (\text{Equação I})$$

Onde:  $J_m$  refere-se a taxa de mutação, e  $v$  representa o tamanho da metacomunidade.

Hubbell (2001) define a possibilidade de estimar a taxa de mutação, baseado no tamanho da metacomunidade, e no parâmetro fundamental da biodiversidade  $\theta$  como é possível observar na equação I. Com base nesta possibilidade, nós estimamos a taxa de mutação para a assembléia, utilizando o algoritmo disponível na função *optimal.prob* do pacote “untb” disponível para o software R versão 3.3.1. A criação da comunidade sintética baseada nas premissas da UNTB, foram seguidas por rotinas pré estabelecidas, obedecendo aos preceitos gerais da teoria. Dessa forma, foram selecionados indivíduos amostrados aleatoriamente da matriz de composição das espécies original, utilizando o algoritmo proposto por Leigh et al, 1993. Após esse procedimento, utilizamos amostragem gerada pelo procedimento, para criar uma assembléia sintética, utilizando a probabilidade de mutação estimada ( $\mu=0,001$ ) e taxa de mortalidade por ciclo de 1,6% (estudos relatam a taxa de mortalidade para peixes de água doce entre 1 a 2 %). Realizamos  $20^3$  passos no tempo para observar o ponto de equilíbrio da comunidade ao longo das gerações. Após esse procedimento, calculamos a taxa de migração, baseado na fórmula proposta por Etienne (2005).

Uma das possibilidades teóricas preditivas com vantagens e interesse ao campo da ecologia com o ajuste da ZSM é o tempo para equilíbrio (Hubbell, 2001). Quando ajustado a ZSM, o produto

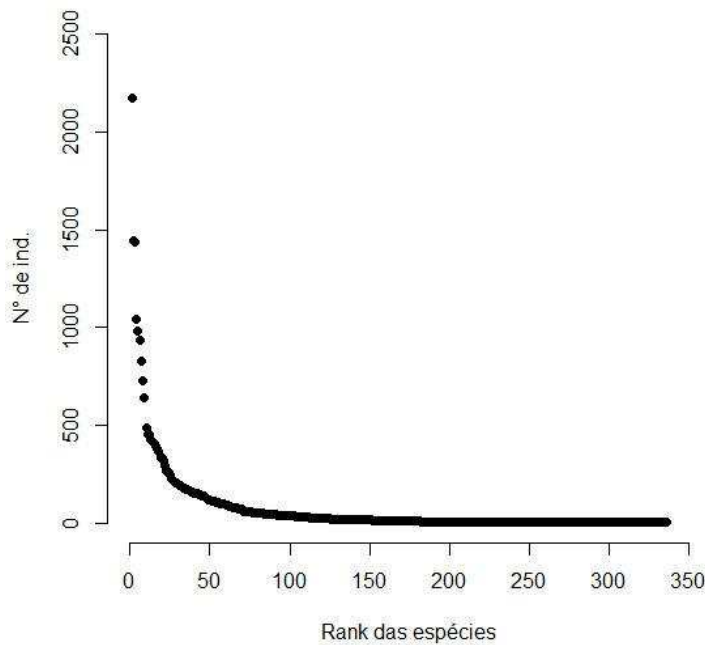
gerado é uma população (que Hubbell define como “metacomunidade”), de tamanho excepcionalmente grande. Com a aplicação de equações apropriadas, surge a possibilidade de incluir o parâmetro passos no tempo (morte individual), para que esta população alcance o equilíbrio. Embora não haja especialmente pesquisas sobre o uso do número fixo e apropriado de passos no tempo, vários trabalhos demonstraram a variação de mortes individuais relacionado ao tamanho da população (Mcgill, 2003). Nós utilizamos rotinas de até  $10^3$  passos no tempo (gerações), para observar o ponto em que a comunidade alcança o equilíbrio. Foram calculadas sete (7) medidas de qualidade de ajuste para comparar o melhor encaixe entre os dados observados e dados esperado segundo a UNTB e lognormal distribuição, descritos a seguir: Teste de correlação de *person*; teste de Qui-quadrado, testes de Qui-quadrado com distribuição do postulado de *preston*; Qui-quadrado com distribuição 8+1 *bins* (8 *bins* contendo 80% dos dados, e 1 *bin* contendo 20% dos dados); Qui-quadrado com distribuição 4 *bins*; Teste de *Kolmogorov-Smirnov* e coeficiente de determinação ( $r^2$ ).

Para a simulação de cenários prováveis, servimo-nos da possibilidade de um evento não natural, que modifique parâmetros populacionais, como taxas de mortalidade e migração. Simulamos o barramento do rio e utilizamos os parâmetros previstos pela literatura para a taxa de mortalidade a montante do barramento. Simulamos três cenários distintos observando a tendência das distribuições de riqueza e abundâncias das espécies ao longo das gerações propostas. Com a taxa de mortalidade fixa em 8% (autores estimam entre 2 a 10%, Kynard et al.,2014; Braga, 2001), variamos a taxa de migração para compor cenários de: alto isolamento ( $m=0,0008$ ); médio isolamento ( $m=0.0004$ ); e baixo isolamento ( $m=0,001$ ). Realizamos  $10^4$  passos no tempo (gerações) e em seguida plotamos a distribuições de riquezas e abundâncias, ao longo das gerações simuladas. O objetivo deste procedimento é avaliar o comportamento preditivo das ZSM em eventos não naturais, utilizando dados reais da assembléia íctica do rio Madeira.

### 3. RESULTADOS

Durante as atividades de campo foram amostrados 25273 indivíduos, distribuídos em 12 ordens, 34 famílias e 336 espécies. Uma das características mais visíveis a primeira estância na assembléia de peixes do rio Madeira é vinculada à proporção entre espécies dominantes e raras na composição deste estrato da fauna. Por exemplo, a espécie mais abundante nas amostragens (*Auchenipterichthys thoracatus*), representou 8,6 % do total de indivíduos capturados, e somando esse percentual as abundâncias relativas das nove (9) espécies posteriores mais abundantes, obtêm 40, 2% de todos os indivíduos capturados na assembléia. Já as espécies consideradas raras (aqueles que possuem abundâncias relativas menores que 2% do total de indivíduos capturados), representam 97,3% da riqueza da assembléia, ou seja, 327 espécies. Essa configuração estrutural de abundâncias na assembléia íctica permitiu que a curva de acumulação de espécies apresentasse um padrão assintótico de princípios comparáveis a distribuição de Poisson, e forma gráfica esperado para a região de rios preservados amazônicos (Figura 2). A marcante estruturação observada para assembléia, onde o número de espécies raras é visivelmente e proporcionalmente maior ao número de espécies abundantes, parece ser independente da escala analisada. Pois o mesmo padrão de distribuição de abundâncias foi observado quando analisamos a estrutura da assembléia por pontos amostrais. De forma esperada, devido as configurações de alta riqueza e abundâncias da ictiofauna do rio Madeira, as distribuições de classes de abundância, seguindo as premissas de *Preston* (1948), apresentou a uma distribuição normal ( $w=0.62$ ;  $p<00.5$ ).

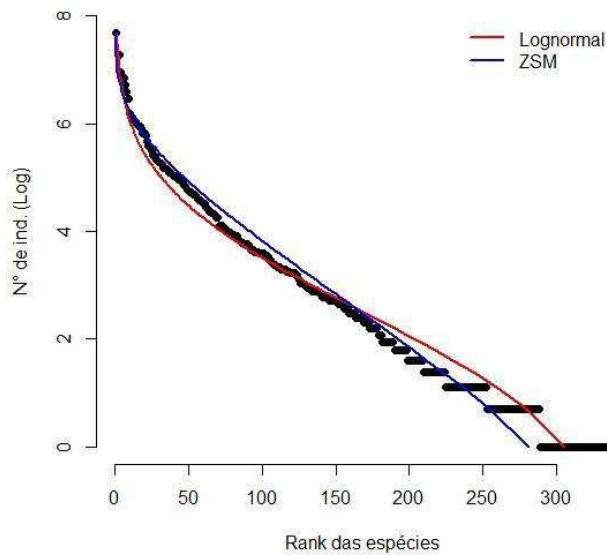
**Figura 2.** Curva de dominância das espécies (abundância em função do *rank* das espécies) estimada com base nos dados obtidos pelas coletas experimentais na bacia do rio Madeira.



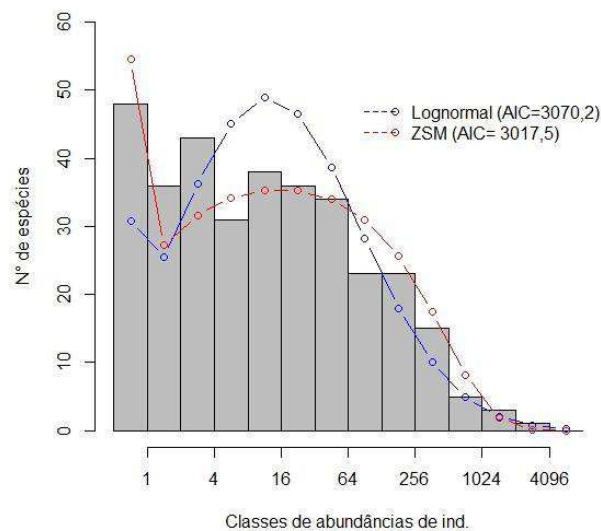
### 3.1. Comparação entre os modelos Lognormal e UNTB

As rotinas geradas para a comparação entre os modelos lognormal e ZSM permitiram um bom ajuste da matriz observada para ambos os modelos ( $X^2=4,69$ ;  $AIC=3070,27$ ;  $X^2=3,32$ ;  $AIC=3017,52$ , respectivamente; Figura 3). Com relação aos testes de ajuste dos modelos entre as matrizes observadas e sintéticas, podemos observar que houve sensíveis alterações entre as formas de comparações, e seus respectivos resultados (TABELA I e II). Aqueles testes que a base lógica é voltada a comparação das assembléias de forma integral continua (com distribuição de abundâncias por espécies), indicaram melhor ajuste da distribuição ZSM aos dados originais. Já aqueles testes que envolvem a filosofia de distribuição por classes de abundâncias, houve uma disparidade entre os resultados (Figura 4).

**Figura 3.** Estrutura das distribuições observadas para os dados de abundância de indivíduos segundo o *rank* das espécies observado (pontos negros), ZSM (linha azul) e Lognormal (linha vermelha).



**Figura 4.** Ajuste das da distribuição por classes de abundâncias obtidas nas coletas experimentais nos ambientes da bacia do rio Madeira (barras cinza), pelos modelos ZSM (linha vermelha) e Lognormal (Linha azul).



**Tabela 1:** Resultados dos testes de ajustes de distribuição de abundâncias pelo método qui-quadrado ( $\chi^2$ ) para os modelos lognormal e ZSM, sob a forma de classes em diversos esquemas *bins*. O esquema 8 +1 *bins* representa 8 classes contendo respectivamente 80% e 20 % da abundância total de indivíduos amostrados.

Distribuição/ Teste de ajuste	Teste ( $\chi^2$ )	Goodness fit		Goodness fit ( $\chi^2$ )	Goodness fit ( $\chi^2$ )	Goodness fit ( $\chi^2$ )
		8 <i>bins</i>	Preston's rules			
Lognormal	33; 42,01)	$\chi^2=56$ (66,		$\chi^2=42$ (50, 99; 29,97)	80; 29,05)	91; 5,89)
		$\chi^2=56$ (66,		$\chi^2=108$ (123, 22;	$\chi^2=63$ (66, 33;	$\chi^2=12$ (16,
ZSM	22; 40,98)		89,18)		42,01)	93; 5,97)

**Tabela 2:** Resultados dos testes de ajustes de distribuição de abundâncias dos peixes da bacia do rio Madeira, pelos métodos de distribuição de probabilidades e correlação para os modelos lognormal e ZSM.

Modelo/Teste de ajuste	kolmogorov-smirnov	Correlação de Pearson	$r^2$
Lognormal	D=0.11; p=0,0002	t=15,99; Corr=0,65; p<0,005	$r^2$ ajust.=0,84;p<0,005
ZSM	D=0.19; p=0.0007	t=52,24; Corr= 0,94; p<0.005	$r^2$ ajust.= 0,89;p<0,005

O esquema de distribuição com 8+1 *bins*, e pela distribuição de abundancias seguindo o postulado de *Preston*, apresentaram melhor ajuste a distribuição lognormal (Tabela 1). Entre os esquemas de distribuição baseados em classes de 4 e 8 *bins*, a diferença entre os resultados de ajuste entre as distribuições ZSM e lognormal foram devidamente sutis. Neste caso, alterações numéricas entre os resultados podem ser notados nos desvios estimados para o ajuste  $\chi^2$ , aos modelos de distribuição propostos. Um fator que chama a atenção é relacionado a alta correlação entre a matriz observada, e a matriz sintética gerada de acordo com as premissas da ZSM. A alta coleção

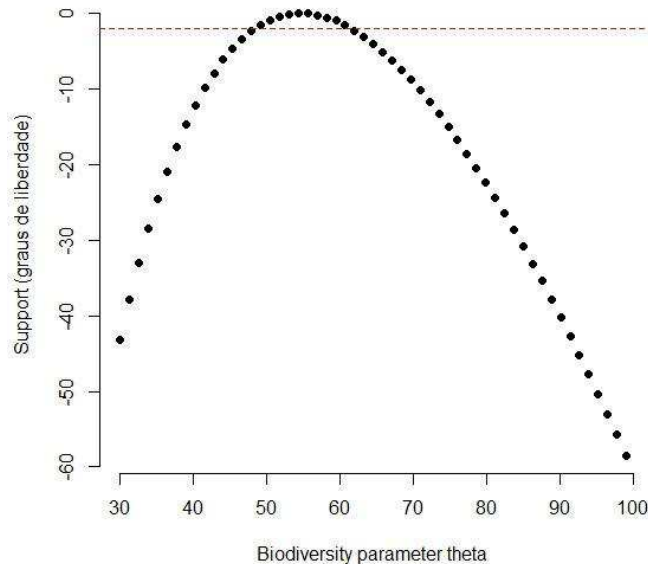
(Correlação de *Pearson*= 0,94) demonstra uma estreita ligação entre a forma de distribuições de abundâncias que a ZSM assume quando emulada em assembléias que apresentam altos valores de riqueza e abundância. Todos os resultados aqui contidos podem ser visualizados integralmente na Tabela 2.

### 3.2. Parâmetros estimados pela distribuição ZSM

A execução de réplicas amostrais neste período contribuiu para uma melhor amostragem da ictifauna do rio Madeira. Além disso, contribuiu para revelar uma alta riqueza de espécies e abundâncias de indivíduo nos pontos amostrais da bacia. A junção dos fatores (riqueza de espécies e abundância) em altos valores contribuiu para que o valor estimado de *Theta* ( $\theta= 54,6$ ) seja alto. Uma das formas de validar a estimativa do valor  $\theta$ , é construir a curva do suporte (logaritmo da máxima verossimilhança) em função da distribuição de  $\theta$ , utilizando uma taxa de alteração com dois graus de liberdade. Como podemos observar pela Figura 5, as estimativas reais para os valores de  $\theta$  para assembléia de peixes do rio Madeira, devem estar teoricamente entre a distribuição *Theta* 40 e 60.

Porém de forma inversa e esperada, a taxa de mutação ( $nu=0,001$ ) apresentou baixo valor numérico. Os valores de taxa de migração, estimado pela fórmula de Etienne (2005), seguiu a mesma tendência da taxa de mutação, apresentando valores baixos, tanto para a matriz de abundância observada ( $m=0,04$ ), quanto para a matriz de abundância sintética ( $m=0,03$ ). Com relação ao tempo de equilíbrio, através de nossas simulações podemos observar que a estrutura da assembléia do rio Madeira apresenta grandes espaços de tempo para apresentar estabilização ao seu número de espécies.

**Figura 5:** Distribuição dos valores de *Theta* ( $\theta$ ) pelo suporte (graus de liberdade), para a estrutura da assembléia de peixes da bacia do rio Madeira. A linha vermelha indica o limite de confiança estimada em um intervalo de dois graus de liberdade.

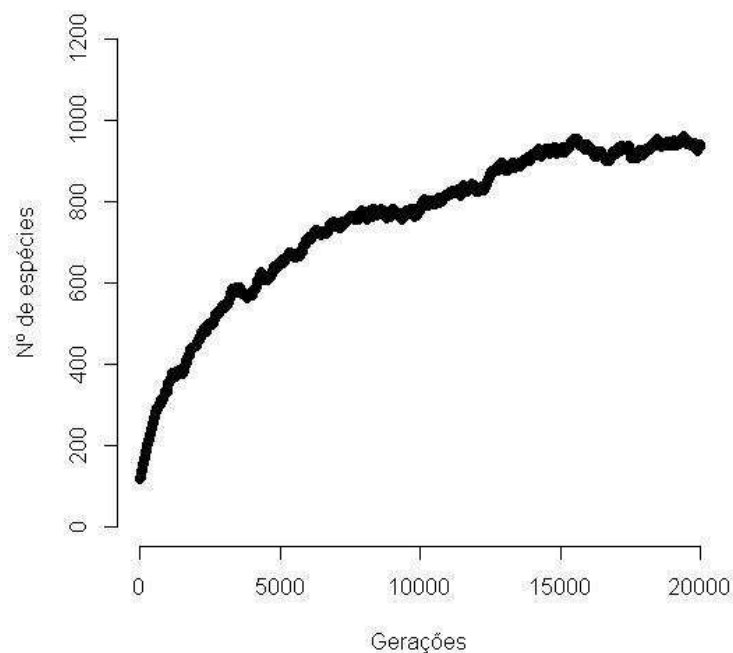


Infortunadamente, as simulações demandam um esforço computacional de grandes aportes, e por isso, o limite de gerações (passos no tempo) a simular é limitado pela capacidade de cálculos do computador em que são geradas as rotinas. Devido às limitações computacionais já mencionadas no material e métodos, utilizamos a rotina de simulações baseados em  $20e^3$  passos no tempo. Com um parâmetro *Theta* estimado em  $\theta = 56,6$ , taxa de mutação  $nu = 0,001$  e uma taxa de mortalidade de indivíduos por ciclo de 2%, podemos observar que o tempo de estabilização da riqueza da assembléia do rio Madeira é superior a  $20e^3$  gerações (Figura 6). Esse padrão foi observado tanto para a matriz observada, quanto para a matriz sintética criadas sob as premissas da UNTB (Figura 6). Com uma taxa de mortalidade adotada em 2% por ano,  $20e^3$  gerações podem ser traduzidas como 20.000 anos.

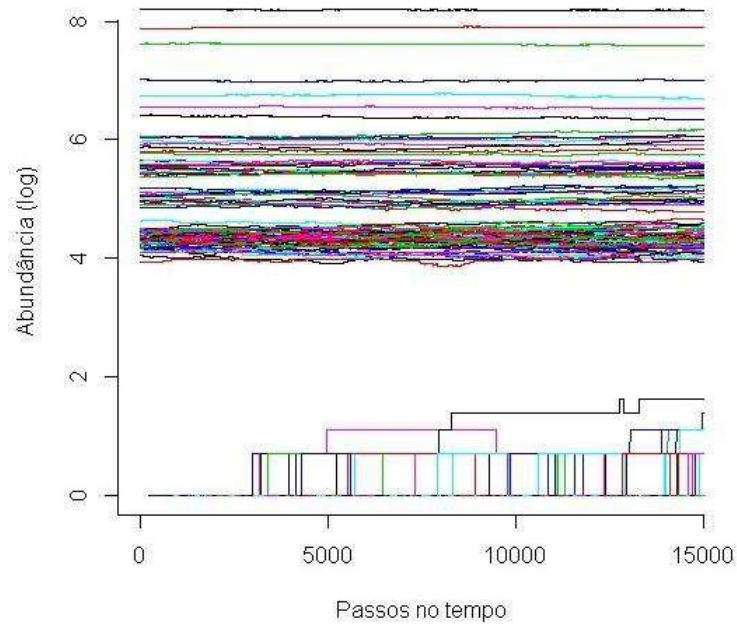


Para a distribuição de abundâncias por espécies ao longo das  $20e^3$  gerações simuladas, podemos notar que aquelas espécies que possuem abundâncias menores que 10 indivíduos na amostragem da assembléia, apresentam oscilações consideráveis ao longo do tempo (caso as gerações simuladas sejam assim consideradas). É notável que neste mesmo âmbito, porém de forma inversa, as espécies mais abundantes permanecem estáveis quanto em suas abundâncias ao longo de cada passo no tempo. Além, o surgimento de novas espécies na assembléia é um fenômeno constante ao longo das simulações, e bastante plausível considerando a probabilidade de colonização de novas espécies pelas vias de acesso pelos rios principais da bacia (Figura 7). Trataremos com mais detalhes das questões causais deste fenômeno na seção de discussão deste artigo.

**Figura 6.** Distribuição preditiva do número de espécies por gerações (passos no tempo) para a assembléia presente na bacia do rio Madeira, gerada com base nas premissas da UNTB.



**Figura 7:** Distribuição preditiva do log da abundância de indivíduos por espécie de peixes para a bacia do rio Madeira ao longo das gerações (passos no tempo), com base nas premissas da UNTB. Cada cor das linhas presente na figura representa uma espécie em particular.

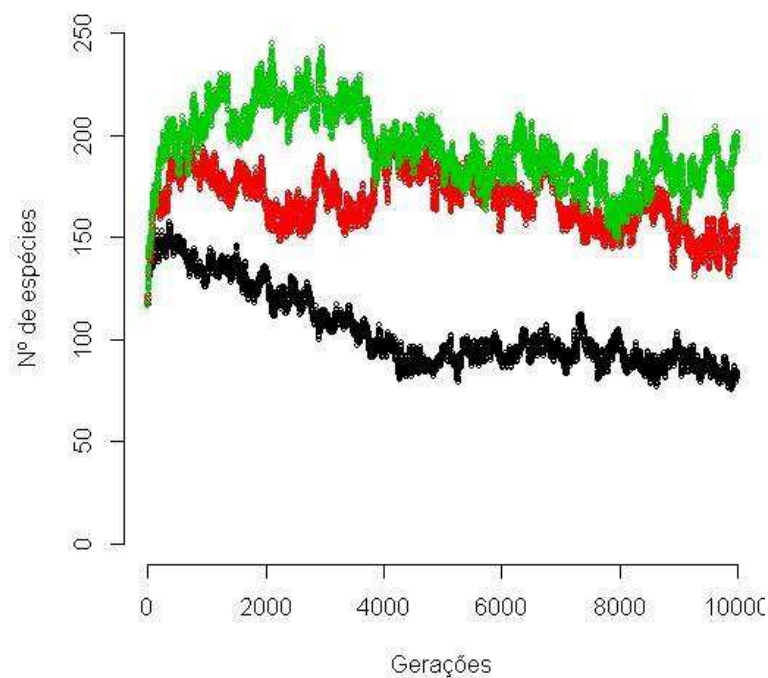


### 3.3. Simulação de variações ambientais probabilísticas sob critério da distribuição ZSM

Simular eventos de origem não natural não é uma tarefa simples dentro da teoria da probabilidade. Contudo, a título de possibilidade de existência do risco, realizamos a rotina de um possível evento causal, relacionado ao surgimento de um fenômeno não natural (ex. construção de uma barreira para formação de reservatório de água), que altere as condições naturais dos parâmetros populacionais de mortalidade e migração na assembléia. Considerando uma taxa de mortalidade de fixa de 8 % ao ano em um sistema estável, no qual é inserida a assembléia em alto, médio e baixo isolamento ( $m=0,0008$ ;  $0,0004$ ;  $0,001$ , respectivamente) a montante do barramento, podemos observar alterações no comportamento do número de espécie ao longo das gerações simuladas. Em todos os cenários simulados, a riqueza de espécies tende a aumentar nas gerações iniciais, e após esse período, tomam tendências distintas de acordo com o nível de isolamento

estipulado. Em alto isolamento, após um relevante aumento da riqueza de espécies nas fases iniciais, as espécies tendem a apresentar um declínio em oscilações proporcionais a média, até a estabilização. Em cenário de médio isolamento, as espécies após a breve ascendência, tende a apresentar um sutil declínio ao longo das gerações simuladas, alcançando a estabilidade (dentro de um padrão oscilatório), anterior ao cenário de alto isolamento. O baixo isolamento apresenta a probabilidade inversa, onde as espécies tende a apresentar um aumento, alcançando uma estabilidade assintótica ao nível máximo (Figura 8).

**Figura 8:** Distribuição do número de espécies de peixes por gerações (passos no tempo), simuladas com base em um evento com geração de alta taxa de mortalidade individual (8%), em um ambiente com grau de baixo isolamento ( $m=0.0008$ , linha verde), médio isolamento ( $m=0.0006$ , linha vermelha) e alto isolamento ( $m=0.0004$ , linha negra).



Já as distribuições de abundâncias das espécies ao longo das gerações simuladas e pelos três cenários propostos revelam que as espécies mais abundantes tende a permanecer estáveis ao longo do tempo. Já aquelas com abundâncias menores que 100 indivíduos no estudo, revelam constantes oscilações, alternando suas posições no *rank* de abundâncias, e até mesmo (no caso das espécies com abundâncias menores que 10 indivíduos), desaparecendo localmente. Ressurgimentos, ou surgimento de novas espécies são comuns neste sistema hipotético, e bastante plausível dependendo da taxa de migração considerada.

#### 4. DISCUSSÃO

Atualmente, ambas as teorias de Auto-similaridade (Harte et al., 1999) e Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade (Hubbell, 2001) incorporam em sua estrutura a inclinação negativa na distribuição de abundâncias das espécies em um sistema natural (Magurran & Henderson, 2003). Embora com filosofias distintas, essas teorias se convergem ao predizer que determinadas condições ambientais sistêmicas podem direcionar as espécies a revelar diferentes estratégias populacionais. Essa afirmativa corrobora diretamente com a característica marcante da bacia, voltada à diferença nos tipos de águas que os tributários laterais apresentam do rio principal (rio Madeira). Os tributários apresentam águas claras e transparentes, com pouco material sólido em suspensão, devido à drenagem de solos antigos do escudo cristalino da região central do Brasil, enquanto que o canal principal apresenta águas turvas, com alta concentração de sólidos dissolvidos dos solos recentes das cordilheiras do Andes, e da região sudeste da bacia Amazônica (Sioli & Klinge, 1962; Sioli, 1968). Essa diferença na composição química e física da água em curtas escalas apesar de direcionar níveis de adaptabilidade diferentes entre espécies (Schlosser, 1991; Matthews, 1998; Buisson, et al., 2007) parece direcionar os parâmetros populacionais (competição, predação e migração) a taxas proporcionalmente equilibradas. Por exemplo, grandes bagres e alguns characídeos predadores que realizam migrações lateral ou longitudinal (Junk & Mello, 1990; Amadio et al., 2005; Barthem & Goulding, 1997), provêm estabilidade em nível de assembléia equilibrando as densidades populacionais de presas e predadores ao longo de seu percurso pelos processos *top-down* e *bottom-up* (Nortcote, 1998; Holmlund & Hammer, 1999). Enquanto as espécies de menor porte atuam promovendo equilíbrio por partilha de nicho. Esse fenômeno de adaptabilidade às condições físicas e químicas do ambiente, associado ao equilíbrio dos parâmetros populacionais explica parcialmente a estabilidade temporal e a forma de distribuição de abundâncias, com uma proporção maior de espécies raras em relação às abundantes.

Quando as pressões dos parâmetros populacionais de predação, partilha de nicho e migração são equivalentes, é esperado que as distribuições de abundâncias das espécies apresentem consonância com o modelo Lognormal (May 1975). Nesta mesma linha, Hubbell 2001 em sua Teoria Neutral Unificada da Biodiversidade propõe que todos os indivíduos são iguais nas probabilidades de reproduzir-se, migrar, morrer e especiar (Hubbell, 2001). Porém, de uma maneira generalista, a distribuição de abundâncias é uma variável dependente do tamanho da assembléia e imigração Wilson & MacArthur (1963). Como observado em nossos resultados, o tamanho populacional é dependente da escala geográfica em questão, de forma que nos rios da bacia do rio Madeira, quanto maior a amplitude espacial, maior (em termos de abundância [ $N$ ] e riqueza [ $S$ ]) a comunidade a ser considerada, e maiores são as influências do processo migratório na relação entre o número de espécies e abundâncias. Como consequência, mudanças na inclinação positiva entre a riqueza e abundância ao longo do espaço geográfico seria um processo dependente da taxa migratória que a assembléia apresenta. Isso se deve as continuadas relações que os parâmetros populacionais das espécies apresentam em um sistema aquático espacialmente amplo e interligado (Torrente-Vilara et al., 2013). Dessa forma, acreditamos que esse fenômeno atua de forma semelhante em todo o sistema, o que proporciona um padrão de distribuição de abundâncias equitável em todos os níveis espaciais considerados.

Neste estudo, aceitamos a hipótese de que a distribuição de abundâncias das espécies do rio Madeira siga o padrão ZSM, refletindo a influência da proporção de espécies raras, em relação as abundantes. Resultado esperado, pois a formação de uma assembléia sintética, baseadas nos preceitos da UNTB é fundamentada pelos parâmetros estimados. O principal deles, o parâmetro fundamental da biodiversidade  $\theta$ , é uma resultante da expressão:  $2Jm.v$ , onde  $Jm$  refere-se ao número de indivíduos de um grupo de espécies amostrado e  $v$  representa a probabilidade de

especiação (Hubbell 2001). Sendo  $Jm$  uma variável dependente das taxas de migração, que pode assumir um aspecto de isolamento parcial da assembléia (Hubbell 1997, 2001; Hubbell et al. 1999), é esperado que a relação  $S$  e  $N$  influenciem na estimativa do parâmetro  $\theta$ . Onde assembléias observadas em que apresentam a curva da relação em gráficos de *rank* de espécies por abundâncias sob distribuição assintótica curvilínea, com ponto de inflexão e assíntota próximo a origem das posições, apresente valores de  $\theta$  altos. Isso porque altas taxas de espécies raras remetem empiricamente a um sistema com taxas de especiações ( $\nu$ ) maiores, devido aos processos de especiação por vicariância, por exemplo, atuando nas pequenas populações. A implicação prática dessa afirmação é a construção de uma assembléia sintética muito similar a assembléia observada, revelando altos valores correlativos pela estatística  $r^2$ . Já o fato das distribuições serem mais bem ajustada a distribuição lognormal, quando analisada através de classes de abundâncias, é um indicio de que a estruturação da assembléia é resultante de processos multiplicativos pelo qual é exposta. Pois neste caso, não é necessário que haja muitos processos para o teorema do limite central produzir uma forma de distribuição próxima a lognormal (Mcgill, 2005).

O aspecto de neutralidade presente no âmbito da UNTB, assim como nas demais teorias que apresentam essa lógica, é definida pela não existência de diferenças consistentes entre nichos, e que a estrutura da comunidade pode ser explicada por taxas aleatórias de colonização, extinção e migração (Gotelli & McGill, 2006). Em termos probabilísticos, essa predição teórica é plausível nos sistemas de água doce rio Madeira. Pois se tratando de uma sub-bacia relativamente recente com relação a sua formação (Souza-Filho et al., 1999), onde áreas de corredeiras e planícies de inundações são dispostas em curtas escalas espaciais (entre 100 km a 400 km), é esperado que as espécies apresentem taxas populacionais dependentes dos fenômenos estocásticos ambientais como grandes inundações, ou reformulação geográfica espacial do leito do rio. Assim, a probabilidade de

uma espécie não residente colonizar novos ambientes no sistema amazônico do rio Madeira, é um fenômeno sob consequência multiplicativa de processos multidimensionais ambientais estocásticos de caráter cumulativos, como os descritos acima. A biogeografia das espécies presentes na porção alta da bacia, na região do complexo hídrico do rio Guaporé (a sudeste da bacia) ajuda a visualizar esse fenômeno. Neste ambiente, determinadas espécies são compartilhadas como fruto dos processos geológicos que culminou na segregação das bacias (Lima-Filho & Doria, 2016), entre a bacia do rio Paraguai (bioma Pantanal brasileiro) e rio Guaporé (bioma Amazônico brasileiro). Neste caso a seleção das espécies compartilhadas entre esta bacia é devido a fatores gerados ao acaso. Aquelas espécies com sub-populações mais próximas aos corpos d'água afetados diretamente pela separação da bacia, foram selecionadas para colonizar ambos os ambientes. É claro que a adaptação destas espécies ao novo ambiente depende da capacidade intrínseca de cada espécie, assim como a permanência no local. Contudo, a probabilidade de migração entre bacias é fruto do processo estocástico.

Considerando plausíveis os aspectos de neutralidade e influência da migração na estruturação da assembléia do rio Madeira, fica clara a corroboração em especial de algumas premissas presentes na Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade aos processos práticos no sistema aquático da bacia do rio Madeira. Por exemplo, a teoria prediz que o sistema é regido pela condição do somatório zero, em que o aumento da abundância de uma determinada espécie necessariamente implica na diminuição na abundância de outra Hubbell, 2001. Isso remete ao raciocínio de que o número total de indivíduos por unidade de área seja constante ao longo do tempo (De Marco Jr., 2006). Assim, uma vez que o sistema aquático da bacia do rio Madeira seja notavelmente grande em termos espaciais, a assembléia íctica por consequência deve apresentar taxas de colonização e crescimento populacional que acompanha a escala dimensional do sistema. Contudo, a composição da



assembléia em escala regional será limitada pelos fatores denso-dependentes e denso-independentes presentes em escala local, como discutido por Lima-Filho & Doria, 2016 (primeiro capítulo desta tese) e fatores estocásticos (Schluter & Ricklefs, 1993).

No âmbito dos resultados das simulações efetuadas neste estudo, sob o cenário de alteração populacional como efeito de mudanças ambientais não naturais, é claro e visível o efeito e influência do processo de migração na estruturação da assembléia ao longo do tempo. Modelos de metacomunidade como *mass effect* tratam da manutenção populacional sob essa mesma óptica. Nestes modelos, a heterogeneidade ambiental é um fator de influência multiplicativa sob as populações, e o processo de migração é um agente modelador que mantém as populações com probabilidade constante de permanência em fragmentos (Amarasekare & Nisbet 2001; Leibold et al. 2005; Chase et al. 2005). Assim, se elevarmos a probabilidade de mortes individuais há um nível condizente com aqueles observados em reservatórios artificiais do Brasil ( $Z= 0,67$ ; Braga, 2001), e mantermos constantes, observamos a real contribuição do processo migratório sazonal presente na dinâmica das populações ao longo do tempo. Geralmente, reservatórios artificiais elevam as taxas de mortalidade, devido a condições de stress ambiental como déficits de oxigênio dissolvido, aumento na acidez da água, e nas taxas de predação (Strakraba & Tundisi, 1999; Penczak et al., 2009; Gubiani et al., 2010). Neste cenário, baixas as taxas migratórias não são capazes de repor as perdas populacionais e logo, o recrutamento também não é suficiente para repor os estoques populacionais a uma condição viável permanência no ambiente. Nesta condição, é observado o declínio constante no número de indivíduos, até o nível onde a reduzida taxa de migração atua suficientemente capaz de provocar o equilíbrio nas abundâncias das espécies em um número bem próximo ao mínimo tolerável. À medida que aumentamos a taxa migratória, aumentamos proporcionalmente a probabilidade de novos indivíduos férteis serem ingressos na metacomunidade, e com isso, alcançar

a estabilidade temporal em suas abundâncias em um espaço de tempo menor, quando comparado a taxas migratórias menores. Dessa forma, concluímos que mesmo em locais com elevadas taxas de mortalidade individual, é possível promover a estabilidade temporal nas abundâncias dos peixes. Para isso, deve-se manter os mecanismos que ampliem a probabilidade de migração entre os fragmentos (consideramos aqui fragmentos as áreas integras acima e abaixo dos reservatórios artificiais), além de fatores condicionantes como: a) uma comunidade fonte infinita (que permita a realização de migração constante para as metacomunidades); b) fatores ambientais estocásticos não devem alterar as taxas de mortalidade dentro da metacomunidade no novo ambiente; c) as espécies devem apresentar probabilidade de extinção e colonização iguais.

Por fim, concluímos que a distribuição neutra presente na estrutura da assembléia de peixes na bacia do rio Madeira é o reflexo de um sistema complexo, com interação de fatores escalares, físicos e biológicos. Neste sistema, o tempo contribui para o arranjo final dos processos acumulativos, direcionando a estabilidade na curva de distribuição de abundâncias das espécies. Além, enfatizamos através das simulações que o processo migratório das espécies de peixes do rio Madeira é essencial para a continuidade e manutenção da assembléia, mesmo em ambientes artificiais. E por esse motivo, garantir as vias migratórias/colonização destas espécies, é contribuir diretamente para a permanência das populações na bacia.

## 5. REFÊRENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho, A. A., Miranda, L. E., Bini, L. M., Gomes, L.C., Thomaz, S. M. and Suzuki, H. I. 1999. Patterns of colonization in neotropical reservoir, and prognoses on aging. In: Tundisi, J. G. and Straskraba, M. eds. Theoretical reservoir ecology and its applications. São Carlos, Brazilian Academic of Science and Backhuy.
- Agostinho, A. A., Fernando M. P. and Luiz C. G. 2008. Dams and the fish fauna of the neotropical region: impacts and mangemente related to diversity and fisheries. *Brazilina Juornal of Biology*. 68(4): 1119 – 1132.
- Amadio A, Bittencourt M. 2005. Táticas reprodutivas de peixes em ambientes de várzea na Amazonia Central. En: *Biología de las poblaciones de peces de la Amazonía y piscicultura. Comunicaciones del Coloquio Internacional sobre Biología de las Poblaciones de Peces de la Amazonía y Piscicultura*. Iquitos, Perú. p 65-75.
- Buisson, L.; Blanc, L.; Grenouillet, G. 2007. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish*. 17(2):244-257.
- De Marco, P. Jr. 2006. Um longo caminho até uma Teoria unificada para a ecologia. *Oecologia brasiliensis* 10: 120-126.
- Dingsor, G. E., L. Ciannelli, K.-S. Chan, G. Ottersen, N. C. Stenseth. 2007. Density dependence and density independence during the early life stages of four marine fish stocks. *Ecology* 88:625-634.
- Etienne, R. S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology letters*, 8, 253-260.
- Frank, K. T.; Leggett, W. C. 1994. Fisheries Ecology in the context of ecological and evolutionary Theory. *Ann. Rev. of. Ecol. and Systematics*. 25:401-422.
- Gotelli, N. J.; McGill, B. J. Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, (29)5, 793-800.

- Gubiani, E. A., Gomes, L.C., Agostinho, A.A. & Baumgartner, G. Variations in fish assemblages in a tributary of the upper Paraná River, Brazil: A comparison between pre and post-closure phases of dams. *River Research and Applications*, 26: 848-865. 2010.
- Harte, J., Kinzig, A. & Green, J. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science* 284:334–336.
- Holmlund, C. M. & Hammer, M. 1999. Ecosystem services generate by fish populations. *Ecological Economics*. 29: 253-268.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B. et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283: 554–557.
- Hubbell, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16, S9–S21.
- Hubbell, S. P. 2001. *A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography* (Princeton Univ. Press, Princeton).
- eibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- May, R. M. in: *Ecology and Evolution of Communities* (eds. Cody, M. L. & Diamond, J. M.) 81–120 (Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 1975).
- Magurran, A. E.; Henderson, P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422:714-716.
- MacArthur R. H., & E. O. Wilson 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton. 203 pp.
- McGill, B. L. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422: 881-885.

- McGill, B. J.; Maurer, B. A.; Weiser, M. D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, (87)6: 1411-1423.
- Northcote, T. G. 1988. Fish in the structure and function of Freshwater Ecosystems: a “Top-down” view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 361-379.
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species’ geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103: 599-605.
- Penczak, T., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Latini, J.D. Impacts of a reservoir on fish assemblages of small tributaries of the Corumbá river, Brazil. *River Research and Applications*, 25: 1013-1024. 2009.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254–283.
- Queiroz, L.J., Torrente-Vilara, G., Ohara, W.H., Pires, T.H.S., Zuanon, J.V., Doria, C.R.C., 2013. Peixes do Rio Madeira, first ed. *Dialeto Latin American Documentary* 2013, São Paulo, pp. 401
- Strakraba, M.; Tundisi, J. G. Reservoir ecosystem functioning: theory and application. In: TUNDISI, J. G.; STRAKRABA, M. (eds.) *Theoretical Reservoir ecology and its applications*. Leide, Netherland: Bakhuy Publishers, p. 565-583. 1999.
- Schluter, D., and R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. Pages 1–10 in R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Schlosser, I. J., 1991. Stream Fish Ecology: A landscape perspective. *BioScience*, 41(10):704-712.
- Souza-Filho, P. W. M.; Quadros, M. L. E. S.; Scandola, J. E.; Reis, M. R. 1999. Compartimentação morfoestrutural e neotectônica do sistema fluvial Guaporé-Mamoré –alto Madeira, Rondônia – Brasil. *Rev. Bras. Geo.* 29(4):469-476.
- Stockwell, D.R.B. 2006. Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models. *Ecological Modelling* 192: 188-196.

- Torrente- Vilara, G.; Fonseca, M. I.; Zuanon, J. 2013. O papel do trecho de corredeiras na ictiofauna do rio Madeira. in: Peixes do rio Madeira. Queiroz et al. first ed. Diaeto Latin American Documentary 2013, São Paulo, pp. 401.
- Vepsilinen K, Spence JR. 2000. Generalization in ecology and evolutionary biology: from hypothesis to paradigm. *Biol. Phil.* 15:211–238.
- Wilson, J. B., 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science.* 2: 35-46.
- Barthem, R., Goulding, M., 1997. Os Bagres Balizadores: Ecologia, Migração E Conservação de Peixes Amazônicos. Sociedade Civil Mamiraua, Brasília, Cnpq, Tefe, AM, Brazil.
- Hanski, I., and M. Gilpin. 1991. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations.* Academic Press, London.
- Sioli H., Klinge H., 1962. Solos, Tipos de vegetação e águas na Amazônia. *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi* 1: 27–41.
- Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1, 267-277.
- Torrente-Villara, G. 2009. Heterogenidade ambiental e diversidade ictiofaunística do trecho de corredeiras do rio Madeira, Rondônia, Brasil. Tese de doutorado. INPA, Manaus-AM.
- Winemiller, K. O. and Jepsen D. B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* 53(Supplement A): 267–296.

ORGANIZAÇÃO FUNCIONAL DA ASSEMBLÉIA DE PEIXES DO RIO MADEIRA  
Capítulo (cap. 5) publicado no livro: Ecologia e Biologia de Peixes do Rio Madeira

ISBN: 978-85-7764-086-7

João Alves de Lima Filho & Taís Melo da Silva

## 1. INTRODUÇÃO

A complexidade estrutural de uma comunidade biológica é resultado das interações estabelecidas entre os organismos e as peculiaridades fisiográficas do ambiente em que está inserido (CROWDER & COOPER, 1982). Em sistemas naturais, o fenômeno de evolução das interações organismo *versus* ambiente transcende os níveis taxonômicos, sendo capaz de modelar inter-relações sob diversos aspectos da ecologia. O resultado deste fenômeno é observado, por exemplo, na desproporcionalidade nas abundâncias de indivíduos de populações coexistentes em ambientes peculiares. Onde poucas populações bem adaptadas são representadas por altas abundâncias, enquanto várias outras populações são rarefeitas (com menor sucesso adaptativo) e representadas por poucos indivíduos (MAGURRAN, 1988).

Uma visão aprofundada da organização funcional auxilia na compreensão desse fenômeno em populações naturais. Sistemas mais complexos (mais antigos) apresentam fluxo de energia lento entre seus componentes, em que a renovação da biomassa é efetuada em longos períodos de tempo (PIMM, 1991). Neste cenário, há um favorecimento adquirido pela evolução sobre as espécies que apresentam ciclo de vida longo (TOWNSEND & HILDREW, 2006). Como consequência, estas mesmas espécies estabelecem fortes estratégias competitivas intra e inter-específicas que determinam as condições na relação riqueza  $\times$  abundância de um determinado ambiente. Dessa forma, revelam-se espécies reguladoras de complexidade funcional, sustentadas primariamente por partilha de recursos, e que regulam em efeito cascata as interações das demais populações coexistentes (POLIS & WINEMILLER, 1996).

Uma forma de detectar esse efeito é congregando o padrão de organização trófica das assembleias, com o modelo matemático que descreve a relação entre riqueza e abundância encontrada nesse estrato. Nesta linha, podemos inferir sobre os fatores que determinam as relações de partilha de nicho e organização funcional da assembleia em ambientes naturais,



assim como determinar quais grupos de espécies possuem maior influência na modelagem das relações funcionais.

Neste contexto, o estudo ecológico baseado na organização trófica das assembleias pode oferecer respostas sobre as interações entre organismos e ambiente. Também pode fornecer elementos que revelem a potencialidade de ligação entre estes fatores e a configuração ecológica que o ambiente proporciona a ictiofauna local. Diante deste contexto, apresentamos neste capítulo a descrição da estrutura organizacional funcional (trófica) das assembleias de peixes do rio Madeira, e sua relação com o sucesso de cada população de peixes do rio Madeira (dado pela abundância de indivíduos em cada população). Concomitantemente, são realizadas inferências sobre as relações ecológicas que proporcionaram o panorama organizacional dessa ictiofauna.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Coleta dos dados biológicos

O trecho estudado no rio Madeira localiza-se entre os municípios de Nova Mamoré, Rondônia (10°22'56.08"S e 65°23'34.52"O) e Humaitá, Amazonas (7°23'07.34"S e 62°59'21.04"O), compreendendo aproximadamente 580 Km de extensão ao longo da calha do rio Madeira (distância fluvial). Foram estabelecidos 14 locais de coleta, sendo doze afluentes e dois lagos do rio Madeira. A captura experimental de peixes se deu a partir de redes de emalhar (malhadeiras) e rede de cerco. Todas as coletas foram realizadas no âmbito do Programa de Conservação da Ictiofauna da Santo Antônio Energia - SAE.

### 2.2. Procedimentos estatísticos

Devido à alta dimensionalidade e variabilidade dos dados, optou-se pela estratégia de diminuição na proporção espectral da amostra, utilizando a análise de correspondência canônica (CCA). A escolha desse método estatístico deve-se, principalmente, pela sua eficiência em testar relações lineares entre grupos de variáveis explanatórias e variáveis de interesse. Assim, a construção da predição empírica deste estudo baseia-se na relação organizacional dos ambientes amostrais, de acordo com as características das espécies quanto à abundância e riqueza das espécies por categoria trófica. Para complementar a eficácia da análise, foi realizado um teste de hipótese (*post hoc*) de Monte Carlo, testando os eixos associados às variáveis através de seus autovalores. Com o objetivo de diminuir a variabilidade e heterogeneidade numérica, os dados foram primeiramente transformados pelo logaritmo ( $\log X + 1$ ). Em seguida, procedendo a CCA, foram extraídos os *scores* em seus dois primeiros eixos. Para o teste do pressuposto ecológico de que os níveis funcionais da assembléia de peixes são dependentes da relação causal entre riqueza e abundância das espécies, nós construímos um modelo preditivo linear entre os parâmetros estimados pela relação riqueza  $\times$  abundância, calculados para cada local amostrado. Para a estimativa destes parâmetros, foi aplicado um modelo linear em que a riqueza de espécies

capturada em cada evento de coleta é atribuída a variável resposta, juntamente com a abundância como variável explanatória seguindo o modelo:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + \epsilon_i$$

Onde:

$Y_i$ : corresponde a riqueza de espécies capturada em cada local de amostragem por coleta;  
 $\alpha$ : parâmetro de intercepto;  $\beta$ : coeficiente angular do modelo;  $X_i$ : abundância de indivíduos coletados em cada local de amostragem por coleta;  $\epsilon_i$ : constante residual.

Os valores dos parâmetros estimados pelo modelo acima descrito foram utilizados em um segundo modelo preditivo teórico que relaciona a configuração espacial das assembléias (revelada pelos *scores* da CCA), com o padrão estrutural local da relação riqueza abundância. Para isso, utilizamos a seguinte estrutura algorítmica:

$$Score I + Score II = \alpha + \beta + \epsilon$$

Onde:

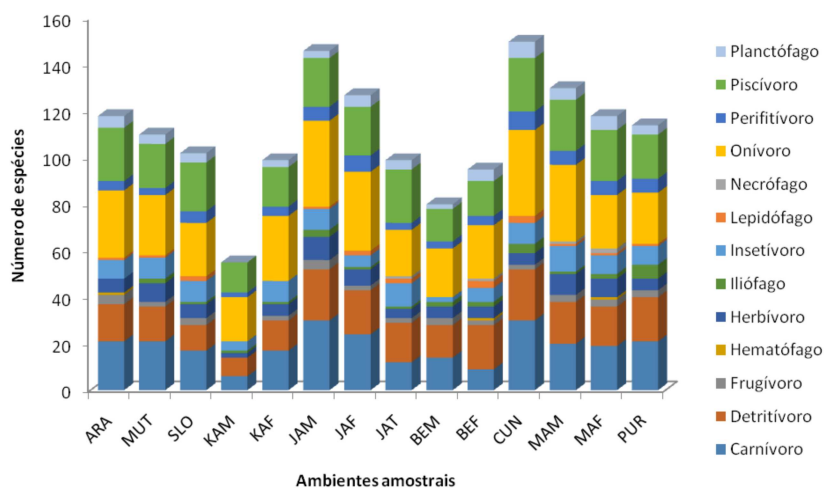
*Score I e Score II*: *scores* estimados pela CCA;  $\alpha$  e  $\beta$ : parâmetros estimados pelo modelo da relação de riqueza e abundância das espécies;  $\epsilon$ : constante do modelo geral.

Para testar a inclinação das retas geradas pelo modelo da relação entre riqueza e abundância de espécies entre as áreas acima e abaixo da cachoeira de Teotônio, nós utilizamos uma análise de covariância (ANCOVA), com a inserção de variável *dummy* no modelo. Utilizamos uma Análise de Variância (ANOVA- One Way) para testar a hipótese de que os interceptos ( $\alpha$ ) gerados pelos modelos são diferentes, dependendo de sua localização em relação a cachoeira do Teotônio (acima ou abaixo). Todos os procedimentos descritos acima foram efetuados com auxílio do programa R, (R Core Team, 2015).

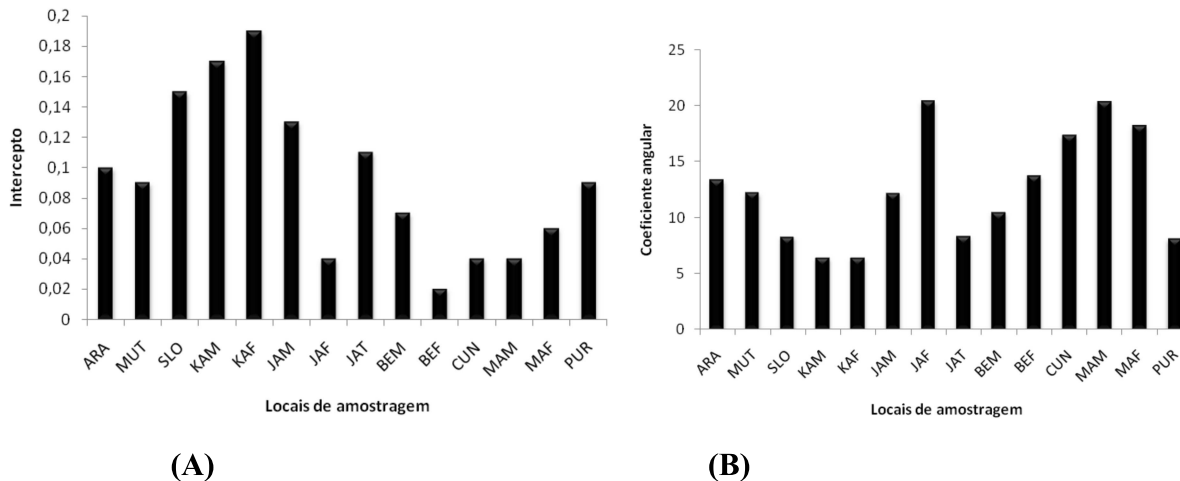
### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nos afluentes do rio Madeira entre Igarapé Araras e Lago Puruzinho, foram capturados na pesca experimental 31.268 exemplares, distribuídos em 285 espécies, 33 famílias e 10 ordens. As espécies coletadas foram categorizadas em 13 guildas tróficas, organizadas pelo número de exemplares e a riqueza de espécies em cada guilda (Figs.1 e 2). As categorias tróficas mais representativas no estudo foram onívoros (N=7.293, S = 66), detritívoros (N=6.779, S = 38) e piscívoros (N=6.398, S =36). Em relação à riqueza de espécies, o lago Cuniã (CUN) apresentou maior número de espécies (S=150). Neste local, a categoria trófica baseada em dieta onívora foi a mais rica (S=37), seguido por carnívoros (S=30) e detritívoros (S=22). O rio Jaciparaná montante (JAM) foi segundo local mais representativo em número de espécies no estudo (S=146), onde a categoria trófica mais diversa foi onívora (S=37), seguida por carnívora (S=30).

**Figura1.** Distribuição de número de exemplares por categoria trófica nos locais amostrados no rio Madeira entre novembro 2008 e agosto de 2011. Igarapé Araras (ARA); rio Mutumparaná (MUT); igarapé São Lourenço (SLO); igarapé Karipunas montante (KAM); igarapé Karipunas foz (KAF); rio Jaciparaná montante (JAM); rio Jaciparaná foz (JAF); igarapé Jatuarana (JAT); igarapé Belmont montante (BEM); igarapé Belmont foz (BEF); lago Cuniã (CUN); rio Machado montante (MAM); rio Machado foz (MAF); lago Puruzinho (PUR).



**Figura 2.** Distribuição dos valores dos parâmetros  $\alpha$ =(A) e  $\beta$ =(B) estimados relação riqueza e abundância de espécies para cada local amostrado no rio Madeira entre novembro de 2008 e agosto de 2011.



Ao que se refere à relação linear gerada entre a riqueza e abundância das espécies capturadas, podemos observar que tanto os parâmetros de coeficiente angular ( $\beta$ ) e intercepto ( $\alpha$ ) apresentaram distribuição variada ao longo dos locais amostrados (Fig. 2A e 2B). De forma geral, o Jaciparaná foz (JAF) apresentou o melhor balanceamento entre as variáveis ( $\alpha=0,04$ ;  $\beta=20,4$ ), o que demonstra maior equitabilidade entre a abundância e a riqueza observadas no local. Ecologicamente, podemos inferir que neste local os fatores como predação, competição intra e interespecíficas e disponibilidade de recursos atuam de forma equivalente ao menos entre as populações residentes. Quando apenas um destes fatores citados acima apresenta maior influência, temos uma assembléia desigual, com valores de coeficiente angular e intercepto respectivamente menores. Esse fenômeno pode ser observado no igarapé Karipunas montante (KAM), onde apenas duas categorias tróficas são dominantes (onívoros N=115, S=19 e piscívoros N= 120, S=13).

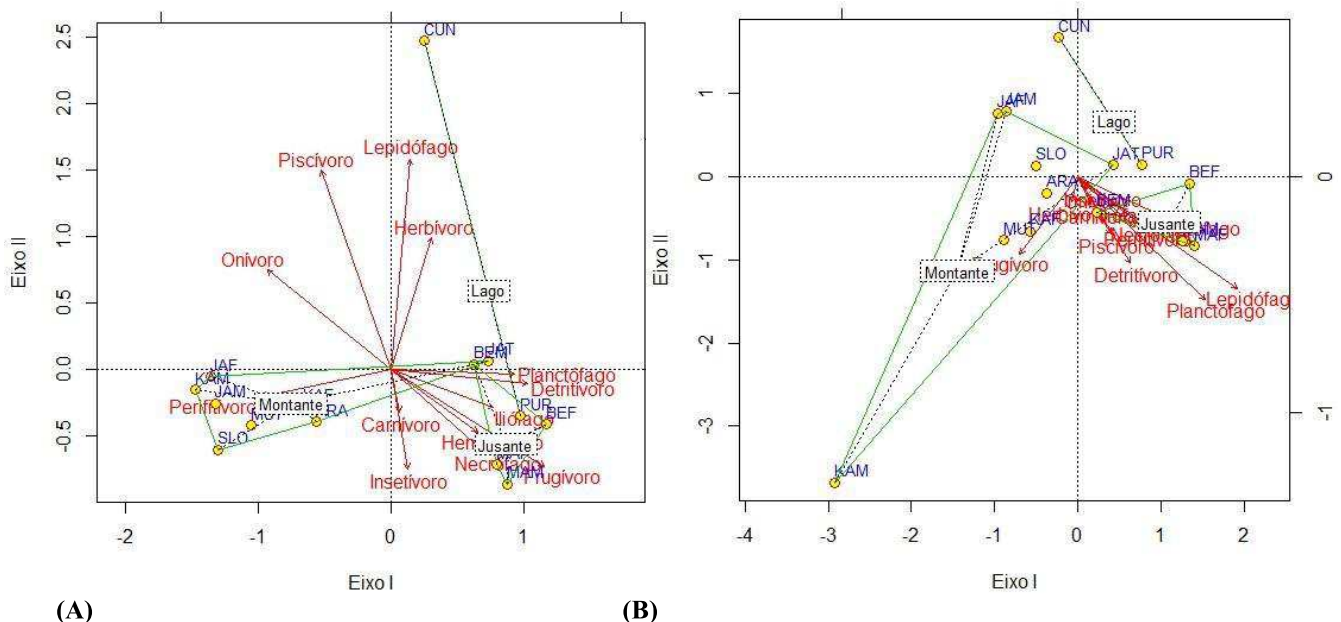
A ANCOVA revelou que não há diferenças entre as inclinações das retas das relações de riqueza e abundância entre as regiões de montante e jusante da cachoeira de Teotônio ( $t=0,54$ ;

$p=0,37$ ). Porém, observamos que apenas os valores de interceptos ( $\alpha$ ) gerados pelos modelos da relação apresentam diferenças entre as regiões de montante e jusante (ANOVA,  $F=7,3$ ;  $p=0,02$ ). Ecologicamente, esse fenômeno demonstra empiricamente que valores de interceptos elevados refletem populações equilibradas quanto sua organização funcional, onde o número de consumidores de níveis mais elevados é menor do que os níveis inferiores. Isso porque neste caso, o maior peso do parâmetro de abundância é atribuído as espécies de níveis tróficos mais baixos, enquanto que o maior peso para o parâmetro riqueza, é atribuído as espécies de nível trófico elevados (porém com baixas abundâncias). Partindo do princípio de organização compartimentada (em blocos de escala), as assembléias localizadas abaixo da cachoeira do Teotônio apresentam-se estruturalmente mais estáveis, onde pressões seletivas atuam de forma equivalente nas populações.

A CCA, baseada na matriz de abundância de exemplares por categoria trófica, demonstrou satisfatoriamente o padrão de distribuição das espécies nos locais amostrados (variância capturada nos dois primeiros eixos=86,4%, Fig. 3A). De forma geral, podemos observar que locais inseridos na porção jusante do trecho de corredeiras do rio Madeira apresentam maior complexidade estrutural quanto a distribuição das categorias tróficas na estrutura da assembleia de peixes. Locais como lago Puruzinho (PUR), rio Machado montante (MAM), rio Machado foz (MAF) e igarapé Belmont foz (BEF) foram ordenados por um conjunto de categorias tróficas que, aparentemente, refletem maior disponibilidade de recursos e, por conseguinte, suportam uma rede funcional mais complexa entre as espécies. Na mesma linha, locais no trecho de corredeiras do rio Madeira apresentaram ordenação sobre influência principal de duas categorias tróficas (carnívoros e perifitívoros). Fato que evidencia uma estruturação com maior interferência de espécies com maior sucesso adaptativo vinculado a um ambiente seletivo.

O modelo de distribuição de espécies, baseado na matriz de riqueza de espécie por categoria trófica, revelou que o ambiente lântico do lago Cuniã (CUN) favoreceu maior complexidade funcional da assembléia de peixes local (proporção da variância capturada=85,3%, Fig. 3B). Grupos formados por pontos amostrais abaixo do trecho de corredeiras do rio Madeira também compartilham desse padrão estrutural, embora menos evidente. Essa inversão de resultado entre a avaliação de abundância, e riqueza de espécies por categoria trófica no mapa de ordenação da CCA é um fato esperado. O uso de métricas dissimilares em uma mesma análise direciona a fluxos reflexivos diferenciados, porém, o cunho ecológico permanece inalterado, apresentando apenas diferença na filosofia ecológica da abordagem.

**Figura. 3.** Mapa esquemático resultante da Análise de Correspondência Canônica baseada na matriz de abundância de exemplares por categoria trófica (A) e na matriz de riqueza de espécies por categoria trófica (B) amostrada no trecho montante, jusante da cachoeira do Teotônio e nos lagos adjacentes do rio Madeira entre novembro de 2008 e agosto de 2011.



Quando analisamos a similaridade dos locais amostrados, baseado nas abundâncias das espécies por categoria trófica, estamos assumindo a premissa de que tanto a disponibilidade de

recursos alimentares quanto as características adaptativas das espécies são fatores primordiais no modelo de distribuição dessas espécies. Portanto, neste caso, o panorama das condições estruturais da ictiofauna, observadas em um determinado período de tempo, reflete a interação entre o sucesso adaptativo da espécie e a disponibilidade de recursos no ambiente. Em ambientes que apresentam alta disponibilidade de recurso, localizados em regiões que proporcionam facilidade de acesso para as espécies de peixes, a complexidade em suas redes funcionais tende a ser maior (trecho de corredeiras × trecho livre de corredeiras).

Neste estudo podemos observar a influência da distribuição da abundância em relação à riqueza de espécies na configuração funcional da assembléia de peixes local. O resultado do modelo linear indica que a configuração espacial gerada pela CCA e os parâmetros que representam a relação entre a riqueza e abundância dos exemplares nos locais amostrados é significativa ( $p=0,05$ ;  $r^2=0,45$ ). Em termos ecológicos, fatores como predação, competição, plasticidade das espécies com maior sucesso evolutivo e disponibilidade de recursos no ambiente, interferem de forma reguladora nos padrões de distribuição de abundâncias e riquezas das populações naturais. Estes mesmos fatores são características chave para a configuração das redes funcionais das assembléias. Portanto, riqueza e abundância equiparáveis geram redes funcionais mais complexas e estáveis, onde a estabilidade do sistema é dependente da diversidade da assembléia de peixes local. Desta forma, podemos inferir que quanto maior a equitabilidade da relação riqueza e abundância, maior a complexidade estrutural do sistema e conseqüentemente, maior a resistência intraespecífica da assembléia.



#### 4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CROWDER, L. B.; COOPER, W.E. Habitat structural complexity and the interaction Between Bluegills and Their Prey. **Ecology**. v.63. 1802-1813 pp. 1982

MAGURRAN, A. E. **Ecological diversity and its measurement**. Princeton, Princeton University. 192p.1988.

PIMM, S. L. **The Balance of Nature**. Chicago The University of Chicago Press. 1991.

POLIS. G. A.; WINEMILLER, K. O. **Food webs; integration of patterns and dynamics**. Chapman and Hall, London. 1996.

TOWNSEND, C. R.; HILDREW, A. G. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. **Freshwater Biology**. 31(3). 265-275pp. 2006.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões de estruturação particionada da assembléia íctica do rio Madeira e seus afluentes foram detectados neste estudo. Sua origem foi atribuída principalmente às características geomorfológicas, químicas e biológicas de micro-escala espacial. Fatores macro-escalares como: posição privilegiada da bacia hidrográfica do rio Madeira no contexto Amazônico; acidentes geográficos (cachoeiras, corredeiras entre outros); ligações entre os corpos d'água, e processos históricos de formação também contribuíram para que este ambiente apresente um alto particionamento da assembléia íctica. Porém, estes fatores parecem influenciar de forma secundária esse processo. A reunião destes fatores também revela uma interessante forma de estruturação da assembléia, revelada com alta dissimilaridade da composição ictiofaunística mesmo em curtas escalas espaciais. Peixes presentes em pequenos igarapés (córregos da Amazônia) apresentam ligação direta com o canal principal da bacia (rio Madeira). Contribuindo para um eficiente mecanismo de partilha de nicho entre espécies nas pequenas escalas. Assim, concluímos que a alta diversidade de peixes na bacia do rio Madeira só é possível devido a este mosaico de condições e disponibilidade de habitats em curtas e longas escalas espaciais. Onde grandes diferenças na composição de assembléias em curtas escalas geram um alto valor de diversidade beta.

Acreditamos que os fatores responsáveis pelo particionamento da assembléia íctica sejam também reguladores da distribuição das abundâncias das espécies. Distribuição esta que contribuiu fortemente para que apresentasse uma estrutura condizente com distribuição neutra, prevista na Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade proposta por Hubbell (2001). A forma de conexões entre os corpos d'água facilita os processos migratórios das espécies de peixes na bacia do rio Madeira. Proporcionando estabilidade temporal nas abundâncias das populações ícticas presentes nas sub-bacias. Portanto, qualquer evento que promova a interceptação e interrupção do processo migratório das espécies, assim como alteração nas taxas de mortalidade, também promoverá uma queda no número de espécies. Esse fenômeno foi demonstrado em nossas simulações efetuadas no capítulo 2 desta tese. As usinas hidroelétricas, empreendimentos já conhecidos na literatura científica como agentes promotores de alterações nas taxas migratórias e de mortalidade das espécies, são a principal ameaça. Dessa forma, estudos prévios de viabilidade e eficiência de mecanismos de transposição para empreendimento previstos nesta bacia, são essenciais para garantir a estabilidade e dos estoques populacionais viáveis de peixes no rio Madeira.

A intrínseca forma de estruturação particionada também pode ser observada sob a abordagem funcional da assembléia íctica. Evidenciando ainda mais que os fatores biológicos promotores de estabilidade populacional são diretamente ligados a composição estrutural dos habitats. Esse resultado, observável no capítulo três desta tese, revela que a bacia do rio Madeira apresenta mecanismos ecológicos promotores de estabilidade temporal e também de resistência local a fatores estocásticos ambientais. Tornando esse sistema singularmente interessante para estudos que objetivam em encontrar respostas, sobre os mecanismos utilizados pelas espécies para promover resistência e resiliência temporal.

Além, concluímos neste estudo que a preservação dos micro-habitats presente na bacia do rio Madeira (igarapés; áreas de praias, igapós, remansos e banhados), são essenciais para a manutenção da diversidade de espécies de peixes. Devido sua importância revelada nas análises de estrutura da assembléia em blocos escalares espaciais. A extinção destes habitats pelo processo de descaracterização ambiental acelera a exclusão ecológica, acarretando no desaparecimento silencioso de um grande número de espécies ambientalmente sensíveis. Devido a grande dimensão do rio Madeira (tanto por sua escala espacial, como por seus aspectos biológicos), a extinção local de espécies pode gerar um efeito cascata imprevisível. Impactando diretamente em espécies chaves, que em grande parte dos casos, são de interesse econômico na região. Assim sugerimos que estudos sistêmicos sobre os efeitos dos empreendimentos nas bacias Amazônicas sejam efetuados regularmente. Principalmente aqueles que visam acompanhar a dinâmica dos estoques populacionais de peixes na região impactada.

“E naquele momento, apenas pude observar a grandeza e o poder que daquelas águas brotavam [...] no pensamento possível era somente agradecer ao sonho realizado.”

*Tributo a cachoeira do Teotônio por João Filho*