

GOVERNO DO ESTADO DE SÃO PAULO
SECRETARIA DE AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
AGÊNCIA PAULISTA DE TECNOLOGIA DOS AGRONEGÓCIOS
INSTITUTO DE PESCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AQUICULTURA E PESCA

**RELAÇÕES TRÓFICAS DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS DA BACIA DO RIO
ITANHAÉM (SP).**

Beatriz Paiva Santos Ferreira

Orientadora: Profa. Dra. Katharina Eichbaum Esteves

Co-Orientador: Prof. Dr. Fabio Cop Ferreira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Aquicultura e Pesca do Instituto de Pesca – APTA – SAA, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Aquicultura e Pesca.

Santos
Outubro de 2018

GOVERNO DO ESTADO DE SÃO PAULO

**SECRETARIA DE AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
AGÊNCIA PAULISTA DE TECNOLOGIA DOS AGRONEGÓCIOS
INSTITUTO DE PESCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AQUICULTURA E PESCA**

**RELAÇÕES TRÓFICAS DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS DA BACIA DO RIO
ITANHAÉM (SP).**

Beatriz Paiva Santos Ferreira

Orientadora: Profa. Dra. Katharina Eichbaum Esteves

Co-Orientador: Prof. Dr. Fabio Cop Ferreira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Aquicultura e Pesca do Instituto de Pesca – APTA – SAA, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Aquicultura e Pesca.

Santos

Outubro de 2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Elaborada pelo Núcleo de Informação e Documentação. Instituto de Pesca, São Paulo

F383r

Ferreira, Beatriz Paiva Santos

Relações tróficas da ictiofauna de riachos da Bacia do Rio Itanhaém (SP).
iv. 33f. ; il. ; gráf. , tab.

Dissertação (mestrado) apresentada ao Programa de Pós-graduação em
Aquicultura e Pesca do Instituto de Pesca – APTA - Secretaria de Agricultura e
Abastecimento.

Orientadora: Catarina Eichbaum Esteves

1. Métricas tróficas. 2. Ecologia de comunidades. 3. Variáveis ambientais.
4. Variáveis ambientais. 5. Variáveis espaciais. 6. Ecologia de comunidades.
I. Esteves, Katharina Eichbaum. II. Título

CDD 574

GOVERNO DO ESTADO DE SÃO PAULO
SECRETARIA DE AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
AGÊNCIA PAULISTA DE TECNOLOGIA DOS AGRONEGÓCIOS
INSTITUTO DE PESCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AQUICULTURA E PESCA

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

**“RELAÇÕES TRÓFICAS DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS
DA BACIA DO RIO ITANHAÉM (SP)”**

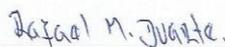
AUTORA: Beatriz Paiva Santos Ferreira

ORIENTADOR: Profa. Dra. Katharina Eichbaum Esteves

Aprovado como parte das exigências para obtenção do título de
MESTRE EM AQUICULTURA E PESCA, Área de Concentração em
Aquicultura, pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. Katharina Eichbaum Esteves



Prof. Dr. Rafael Mendonça Duarte



Profa. Dra. Ursulla Pereira Souza

Data da realização: 29 de novembro de 2018



Presidente da Comissão Examinadora
Profa. Dra. Katharina Echebaum Esteves

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus por guiar meu caminho e me dar oportunidades de evoluir pessoal e profissionalmente.

Ao Instituto de Pesca pela oportunidade de iniciar o curso de pós-graduação e proporcionar cursar disciplinas tão especiais e com professores muito bem preparados.

O presente trabalho foi realizado com apoio da coordenação de aperfeiçoamento pessoal de nível superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001.

À Professora Dra. Katharina E. Esteves, pela generosidade de me aceitar como aluna e permitir a continuação do trabalho que já havia iniciado.

Ao Professor Dr. Fabio Cop Ferreira, por ter me acolhido e me proporcionado aprender tanto. O senhor me mostrou que estatística é algo incrível de se estudar, que não é nenhum bicho de sete cabeças e que a partir do momento em que se entende o caminho, tudo fica muito mais fácil e interessante de se estudar. Me mostrou que ecologia é um caminho muito mais complexo e apaixonante do que eu já sabia.

À Professora Dra. Ursulla Souza, por me mostrar que mesmo peixes tão pequeninos, existe um mundo incrível sobre aquele ser, e que todos tem uma história para contar. Agradeço aos alunos da professora Ursulla, pela ajuda com as informações dos itens alimentares das espécies estudadas. Professora, muito obrigada pela paciência e ensino.

Às universidades UNIFESP (Universidade Federal de São Paulo) e UNISANTA (Universidade Santa Cecília), pela colaboração e disponibilidade de uso dos laboratórios.

À minha mãe, Cristiane Paiva Santos, minha melhor amiga e companheira. A pessoa que sempre me aturou mesmo nos momentos de crises e inseguranças. Minha avó Edna e madrinha Lucia, pelo imenso apoio, carinho e sempre me incentivando a estudar cada vez mais.

Aos amigos Ana Paula Cavalieri, Carolina Medeiros, Thais Alencar, Renato X. Prudencio e Eduardo Malavasi Bruno, por me apoiarem em todos os momentos, sejam eles de insegurança, preocupação, situações para se rir e contar histórias ao longo desses dois anos de curso.

Sumário

Resumo.....	iv
Abstract.....	v
Introdução Geral.....	1
Capítulo 1.....	3
Resumo.....	4
Introdução.....	7
Material e Métodos.....	8
Resultados.....	12
Discussão.....	17
Bibliografia.....	20
Anexo.....	25
Considerações Finais.....	25

RESUMO

As interações tróficas são componentes essenciais para o entendimento da dinâmica das populações, e conseqüentemente dos padrões emergentes de coexistência e diversidade nos ecossistemas. Uma variedade de métricas tem sido empregada para descrever e analisar a estrutura de teias tróficas. O objetivo do trabalho é identificar se a estrutura das teias tróficas varia em função de um gradiente longitudinal. Foram realizadas coletas em 42 riachos de ordem 1° a 3° na bacia do Rio Itanhaém, localizado na Mata Atlântica no Estado de São Paulo, Brasil, durante as estações secas de 2013 e 2014, utilizando pesca elétrica. Os peixes foram fixados em formalina, e em laboratório, medidos, pesados, identificados e feita a análise do conteúdo estomacal dos mesmos. Foram feitas análises estatísticas de redundância parcial (pRDA), Particionamento de variância, RLQ (R ponto/variáveis ambientais, L pontos/abundância das espécies e Q espécies/*traits*) além do cálculo de métricas tróficas para cada ponto (conectância, assimetria de rede, links por espécie, coeficiente de agrupamento, aninhamento e sobreposição de nicho). A altitude dos riachos variou de 7 m a 241 m. Foram identificadas 21 espécies de peixes (total de 1652 indivíduos), sendo 19 com conteúdo estomacal/intestinal, e 68 itens alimentares foram identificados. A estrutura dos habitats foi responsável por 0,211% da variação total na estrutura das teias tróficas como função da velocidade de corrente ($p = 0.05$). A posição espacial explicou 0,143% da variação total em função da elevação ($p = 0,01$) na estrutura das teias tróficas. Foi identificado que a elevação é a variável que mais influência nas relações tróficas da bacia.

Palavras-chave: métricas tróficas; ecologia de comunidades; variáveis ambientais; variáveis espaciais; gradiente longitudinal.

ABSTRACT

A trophic web is the representation of food relations between predators and prey in an ecological community. As food resources and predators are among the important factors of population growth of any species, trophic interactions are essential components for understanding the dynamics of populations, and consequently emerging patterns of coexistence and diversity in ecosystems. A variety of metrics have been employed to describe and analyze the structure of trophic webs. The objective of this work is to identify if the structure of the trophic webs varies according to a longitudinal gradient. Samples were collected in 42 streams of order 1 ° to 3 ° in the Itanhaém River basin, on Atlantic Rainforest, in São Paulo State, Brazil, during the dry season of 2013 and 2014, using electric fishing. The fish were fixed in formalin, and in the laboratory, measured, weighed, identified and analyzed for their stomach contents. Statistical analyzes of partial redundancy (pRDA), variance partitioning, RLQ (R point / environmental variables, L points / abundance of species and Q species / traits) and trophic metrics were calculated for each point (connectivity, network asymmetry, links by species, clustering coefficient, nesting and niche overlap). The altitude of the streams ranged from 7 m to 241 m. Twenty - one fish species (total of 1652 individuals) were identified, of which 19 were stomach / intestinal contents and 68 food items were identified. The structure of the habitats was responsible for 0.211% of the total variation in the structure of the trophic webs as a function of the current velocity ($p = 0.05$). The spatial position explained 0.143% of the total variation as a function of elevation ($p = 0.01$) in the structure of the trophic webs. It was identified that the elevation is the variable that most influences the trophic relationships of the basin.

Keywords: trophic metrics; community ecology; environmental variables; spatial variables; longitudinal gradient.

INTRODUÇÃO GERAL

A estabilidade ecológica das comunidades depende fortemente das interações predador/presa (BASCOMPTE *et al.*, 2005). A variação no uso de recursos alimentares pode ser resultado de diferenças ambientais na disponibilidade de recursos no espaço e tempo (PIRES *et al.*, 2011) e fatores bióticos. O padrão de uso de recursos em uma comunidade pode ser descrito por grafos de interação entre predadores e presas que permite o teste de hipóteses sobre particionamento de recursos nas comunidades.

Em ecossistemas lóticos, diversos modelos conceituais têm associado a dinâmica dos processos biológicos à mudança da estrutura física e química ao longo do gradiente longitudinal (VANNOTE *et al.*, 1980; THORP *et al.*, 2006). O “*Riverine Ecosystem Synthesis*” (RES) descrito por VANNOTE *et al.* (1980), por exemplo se fundamenta em conceitos de zonação das características hidrológicas e geomorfológicas (*Hydrogeomorphic Patches* – HP, THORP *et al.*, 2006) e fornece uma estrutura conceitual para a compreensão de padrões amplos e frequentemente descontínuos ao longo das dimensões longitudinais e laterais das redes. Padrões ecológicos locais ocorrendo em várias escalas temporais servem de suporte para a definição das zonas funcionais (*Functional Process Zones* – FPZ), definidas quando são considerados os mecanismos ecológicos que atuam nestas manchas. Contrastando com uma visão comum de rios como gradientes contínuos e longitudinais em suas condições físicas (VANNOTE *et al.*, 1980), esse conceito retrata ecossistemas lóticos como arranjos discretos de grandes manchas hidrogeomórficas na paisagem. As condições climáticas influenciam essas manchas, influenciando o escoamento superficial (água, sedimentos, matéria orgânica e nutrientes), vegetação ripária e vegetação aquática, e conseqüentemente a biodiversidade. Os limites físicos entre as manchas podem ser nítidos ou indistintos, como podem ser suas diferenças ecológicas. As HP’s têm diferentes regimes de fluxo, passando de escalas temporais longas e curtas. O modelo físico que caracteriza cada tipo de mancha hidrogeomórfica é único e difere em termos de tamanho, forma vertical e lateral, complexidade estrutural / hidrológica e outras características do habitat que são críticos ao estabelecimento das comunidades bióticas.

Nos ambientes de riachos, a correnteza e o sombreamento promovido pela vegetação ripária limitam a produção primária (Figura 1). Conforme o canal/curso d’água aumenta em tamanho, a importância da entrada de material orgânico alóctone diminui no sentido montante-jusante (VANNOTE *et al.*, 1980), material esse, que contribui em parte, para a base das teias tróficas desses ambientes (Atkinson *et al.*, 2018). Para as comunidades de peixes, as mudanças estruturais do curso do rio, promovem mudança na diversidade ao longo do perfil longitudinal (montante-jusante), o que leva ao zoneamento nos padrões de

ocupação de espécies, que pode refletir diferenças interespecíficas de uso de recursos e história de vida (FERREIRA e PETREIRE Jr., 2009 e CETRA *et al.*, 2018). Essa mudança nos ambientes e na diversidade configura as estruturas das teias tróficas nesses ambientes.



Figura 1. Exemplo de riacho das coletas do trabalho. Foto: Arquivo pessoal Fabio Cop Ferreira.

OBJETIVO

O objetivo deste trabalho é identificar se a estrutura das relações tróficas em peixes de riacho varia em função da estrutura ambiental e posição ao longo do gradiente longitudinal em riachos.

BIBLIOGRAFIA

- Atkinson, C. L.; Encalada, A. C.; Rugenski, A. T.; Thomas, S. A.; Landeira-Da-barca, A.; Poff, N. LeRoy & Flecker, A. S. 2018. Determinants of food resource assimilation by stream insects along a tropical elevation gradient. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4142-2>.
- Bascompte, J.; Jordano, J.; Melián, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 100 (16) 9383-9387; <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>.
- Cetra, M; Petrere Júnior, M. & Barrella, W. 2017. Relative influences of environmental and spatial factors on stream fish assemblages in Brazilian Atlantic rainforest. *Fish Management and Ecology*. Doi: 10.1111/fme.12207.
- Ferreira, F.C. & Petrere Jr., M. 2009. The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Hydrobiologia* (The Hague. Print), v. 636, p. 11-34.
- Pires, M. M.; Guimarães Jr, P. R.; Araújo, M. S.; Giaretta, A. A.; Costa, J. C. L. & Dos Reis, S. F. 2011. The nested assembly of individual-resource networks. *Journal of Animal Ecology*, 80, 896-. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x.
- Thorp, J. H.; Thoms, M. C. & DeLong, M. D. 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 22:123-147. Doi: 10.1002/rra.901.
- Vannote, R. L.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 37, No. 1: pp. 130-137.

CAPITULO 1

RELAÇÕES TRÓFICAS DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA SOB INFLUÊNCIA DE GRADIENTE LONGITUDINAL.

Capitulo único formatado de acordo com as normas da revista *Hydrobiologia - The International Journal of Aquatic Sciences* (ISSN: 0018-8158 (Print) 1573-5117 (Online))

RELAÇÕES TRÓFICAS DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA SOB INFLUÊNCIA DE GRADIENTE LONGITUDINAL.

Beatriz Paiva¹, Katharina Eichbaum Esteves² e Fabio Cop Ferreira³

¹Instituto de Pesca, Av. Bartolomeu de Gusmão, 196, Ponta da Praia - Santos São Paulo, CEP: 11030-906. beatrizpaivabio@gmail.com. ² Instituto de Pesca, Av. Francisco Matarazzo, 455, São Paulo – SP. CEP: 05001-500. ³Universidade Federal de São Paulo, Campus Baixada Santista. Rua Carvalho de Mendonça, 144, Encruzilhada – Santos, São Paulo. CEP: 11015-020. fabiocferreira@gmail.com.

RESUMO

As relações tróficas são componentes essenciais para entender a estrutura e dinâmica das populações, padrões de coexistência e diversidade nos ecossistemas. O objetivo deste trabalho foi identificar as relações tróficas dos peixes de riachos ao longo de um gradiente longitudinal. Foram realizadas coletas em 42 riachos na bacia do Rio Itanhaém, São Paulo, Brasil, durante a estação seca de 2013 e 2014, utilizando pesca elétrica. O conteúdo estomacal dos peixes foram identificados e a estrutura das tróficas nas comunidades descrita a partir de seis métricas: conectância, assimetria de rede, aninhamento, links por espécie, coeficiente de agrupamento e sobreposição de nicho. Foram feitas análise de Modelo Nulo, RLQ, pRDA e Particionamento de variância, com o objetivo de compreender as relações sob as influências no ambiente. Para um total de 19 espécies de peixes (1652 indivíduos), foram identificados 68 itens alimentares foram identificados. Para toda a comunidade, somente as métricas conectância, links por espécie e aninhamento tiveram valores significativamente diferentes do esperado ao acaso. A análise RQL mostrou que as variáveis ambientais substrato, velocidade e barreira à jusante influenciam na ocorrência dos itens alimentares entre as espécies. As variáveis de hábitat explicaram 19,1% da variação da estrutura das teias tróficas, enquanto o grau de isolamento explicou 11,7 %. Estes resultados sugerem que a influencia da estrutura das relações tróficas, através de isolamento ao longo do gradiente longitudinal da bacia e que variáveis de habitats referentes ao tipo de substrato e velocidade de corrente interferem sobre a variação nos itens alimentares consumidos pelas comunidades de peixes.

Palavras chave

Ecologia trófica; variáveis espaciais; métricas tróficas; bacia hidrográfica.

INTRODUÇÃO

Uma teia trófica representa as relações alimentares entre predadores e presas em um grupo de organismos, populações ou unidades tróficas agregadas (Polis & Winemiller, 1996). O conceito de teia trófica fornece uma estrutura natural para entender os papéis ecológicos, a estruturas das comunidades e as funções dos ecossistemas de uma maneira integrada (Morin, 2011). Para integrá-los adequadamente, é necessário capturar a biodiversidade no sistema multitrófico, ou seja, definir grupos funcionais em uma cadeia alimentar (Barnes & Sands, 2017). Um nível trófico, ou seja, o grupo de espécies na mesma posição na cadeia trófica, pode ser considerado como um grupo funcional essencial de uma cadeia alimentar. Três abordagens básicas podem ser identificadas na investigação de redes tróficas (Paine, 1980). Uma *teia topológica* ou descritiva é uma descrição estática que elenca ligações, observadas ou estimadas, entre espécies ou guildas, normalmente usada para teias simples (Polis & Winemiller 1996). Uma *teia bioenergética* quantifica o transporte de energia e matéria, via predação, entre espécies ou guildas, usada normalmente para teia complexas ou com muitos níveis tróficos (Polis & Winemiller 1996). Finalmente, uma *teia funcional* identifica as espécies funcionalmente semelhantes na alimentação e/ou nicho, e envolve características físicas dos organismos envolvidos na teia (Mason *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010; Thresh *et al.*, 2008). As teias topológicas são redes estáticas que descrevem os padrões de consumo registrados como presentes ou ausentes (ligações binárias) em uma matriz de n consumidores \times m recursos, emparelhando potenciais predadores e presas (Cohen, 1978).

Teias tróficas têm sido descritas mais comumente em níveis regionais, agrupando os padrões observados em diversas comunidades locais. Entretanto, tem havido um interesse crescente em entender como se dá a variação espacial entre a estrutura de diversas teias tróficas locais distribuídas em uma paisagem (Hagen *et al.*, 2012; Saraiva *et al.*, 2018; Pollissier *et al.*, 2018). A exemplo dos avanços no contexto de metacomunidades, esta abordagem busca entender como a estrutura das teias tróficas locais variam em função da disponibilidade de habitats locais ou dos padrões de conectividade entre as manchas de habitats na paisagem (Hagen *et al.*, 2012).

Neste contexto, um atributo importante de uma comunidade local seria sua localização espacial relativa às manchas de habitat contendo outras comunidades locais na paisagem. Deste modo, a estrutura das redes alimentares pode ser compreendida como emergindo da interação entre as comunidades locais conectadas pela dispersão de presas e predadores. A colonização de manchas locais por predadores seria limitada pela presença de presas e pela extinção de níveis tróficos superiores, causada por eventuais extinções em níveis tróficos inferiores (Arim *et al.*, 2016). Entretanto, a dispersão pode enfraquecer este processo permitindo que manchas adjacentes suportem a presença de predadores de regiões menos propícias. Juntos, esses mecanismos configuram uma restrição de paisagem para estrutura da teia alimentar (Ristl *et al.*, 2014).

Em ecossistemas lóticos, variações na estrutura dos habitats aquáticos (ex. velocidade da água, profundidade e a disponibilidade de abrigo) influenciam o estabelecimento de populações de peixes e macroinvertebrados, grupos que compõem quase totalmente as teias tróficas desses ambientes (Atkinson *et al.*, 2018). Regionalmente, a variação na estrutura das comunidades pode ser resultado da distância da foz, de diferentes níveis de elevação ou presença de barreiras. Considerando peixes (predadores) e

macroinvertebrados (recursos) como os principais elementos das teias tróficas em riachos (Neres-Lima *et al.*, 2017), a variação espacial na composição destes grupos, pode gerar uma variação nos padrões de interação entre consumidor e recurso e conseqüentemente sobre a estrutura das teias tróficas locais.

Uma variedade de métricas tem sido empregada para descrever a estrutura de teias tróficas. A conectância por exemplo, mede a proporção de interações realizadas do conjunto de todas as interações possíveis entre as espécies de uma rede (May, 1973). Esta medida de conectividade do sistema foi fundamental para o debate inicial sobre a relação entre complexidade e estabilidade e continua sendo amplamente utilizada como uma medida de complexidade da comunidade (Heleno *et al.*, 2012). Outra métrica comumente utilizada mede o grau de aninhamento (Bascompte *et al.*, 2003), que diz respeito ao modo como se dá o gradiente de consumo dentro de uma comunidade. Se uma comunidade possui um predador altamente especialista e a partir dele, predadores que adicionam gradativamente itens à sua dieta, teremos um forte grau de aninhamento (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Além destas, as teias ainda podem ser descritas por métricas que meçam a relação entre número de presas por predador, sobreposição de nicho, grau de agrupamento, entre outras (Dorman *et al.*, 2008).

Neste trabalho, buscamos entender se a estrutura trófica das comunidades de peixes varia de modo previsível em riachos de Mata Atlântica e se esta variação pode ser predita em função da estrutura dos habitats em cada riacho (efeitos locais) ou da posição do riacho na bacia hidrográfica (efeitos regionais). Os efeitos das estruturas locais ou da organização espacial sobre a estrutura das comunidades de peixes e macroinvertebrados de riachos têm sido intensamente estudados na última década (Heino *et al.*, 2017; Winemiller *et al.*, 2008; Heleno *et al.*, 2012; Ferreira *et al.*, 2014; Risti *et al.*, 2014; Tolonem *et al.*, 2016; Tonkin *et al.*, 2017; Cetra *et al.*, 2018), buscando avaliar como possíveis processos de dispersão influenciam a estrutura espacial das metacomunidades ou os padrões de diversidade. Entretanto, esta abordagem raramente tem sido estendida a seus efeitos sobre a estrutura das interações entre consumidores e recursos em uma comunidade (Hagen *et al.*, 2012) ainda que alguns modelos de simulação sugiram que padrões espaciais emergentes da dinâmica de consumo de recursos são direcionados pelo tamanho e estrutura da rede trófica (Arim *et al.*, 2016; Anderson & Haynes 2018).

A hipótese do trabalho é de que a estrutura das relações tróficas da ictiofauna de riachos varie em função do gradiente longitudinal, visto que a região envolve diferenças de altitude e complexidade do sistema da bacia, que envolve múltiplas variáveis e depende de influências externas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

A Mata Atlântica é composta por formações florestais bem distintas, sendo elas: Floresta de Ombrófila Alta e Baixa, Manguezal e Restinga. O bioma se estende por praticamente todo o litoral brasileiro, do Rio Grande do Norte até o norte do Rio Grande do Sul (Tonhasca, 2005). Os riachos da Mata Atlântica em áreas montanhosas são caracterizados por apresentar leitos formados predominantemente por rochas do período Quaternário, águas límpidas, forte correnteza, temperaturas relativamente baixas e alta concentração de oxigênio dissolvido ao longo de todo o ano. As manchas hidrogeográficas dos riachos dessa região são diversas, desde nascentes, corredeiras, cachoeiras e poços em altitudes mais elevadas, até

brejos e poças temporárias em altitudes mais baixas. Para as comunidades de peixes, as mudanças estruturais do curso do rio, promovem mudança na diversidade ao longo do gradiente cabeceira-foz (CBHA – BS, 2009; Ferreira & Petrere JR. 2009; Falke & Fausch 2010).

As amostragens foram realizadas na bacia do Rio Itanhaém, que é a segunda maior bacia costeira do Estado de São Paulo (970 km²), e possui um gradiente de formações vegetais naturais. No planalto e escarpa, predomina a Floresta Ombrófila Alta em condições bem preservadas por estar localizada dentro dos limites do Parque Estadual da Serra do Mar. Na planície costeira, predomina a Floresta de Ombrófila Baixa, que cobre grandes áreas, embora nesta área também ocorram plantações de banana, pequenos sítios com agricultura de subsistência ou para recreação e a expansão de áreas urbanas que alteram e reduzem a vegetação natural. Na porção inferior da bacia, a vegetação natural é a de manguezal, que está circundada pela área urbana e sofre grande pressão antrópica (Tonhasca, 2005; CBH-BS, 2009; Camargo & Cancian, 2016). A bacia é formada por quatro microbacias (Rio Aguapeú, Rio Preto, Rio Branco e Rio Mambú) que se conectam na região da planície costeira, formando o Rio Itanhaém, um canal estuarino com 100-200 m de largura e 7 km de extensão (Ferreira & Petrere JR., 2009).

Amostragem

Foram amostrados 42 pontos em riachos de águas claras de 1^a a 3^a ordem (13 na microbacia do Rio Preto, 10 na microbacia do Rio Aguapeú, 10 na microbacia do Rio Branco e nove na microbacia do Rio Mambú – Figura 1). Foi utilizado o equipamento de pesca elétrica (Smith-root, modelo LR-24, 400-700 VAC), para capturar os peixes em trechos de 100m de extensão. A amostragem foi feita durante a época de menor pluviosidade (de junho a agosto) dos anos 2013 e 2014, pois os menores níveis pluviométricos tornam a captura mais eficiente. Após a coleta, os peixes foram fixados em formalina a 10% e depois transferidos para álcool a 70% para armazenamento.

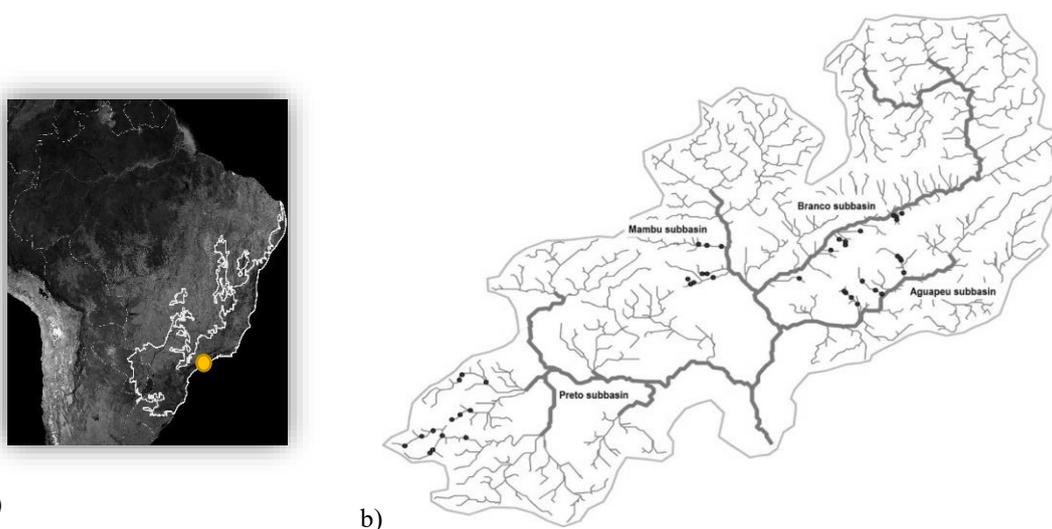


Figura 1. A) Mapa do Brasil com destaque para a região da Bacia do Rio Itanhaém. B) Mapa da Bacia do Rio Itanhaém, destacando os 42 pontos amostrais.

Estrutura física do canal e preditores espaciais

A metodologia para coleta das informações foi baseada e adaptada do trabalho de Ferreira & Petrer Jr. (2009) e Ferreira *et al.* (2014). Para cada ponto de coleta, a estrutura do canal foi caracterizada pela largura, profundidade, velocidade superficial da água e tipo de substrato. Foram definidas 20 seções transversais a cada cinco metros para medida de largura do canal. Ao longo de uma linha diagonal entre a seções transversais, foram mensuradas a profundidade (cm), velocidade e tipo de substrato. Estas variáveis foram medidas em 4 pontos equidistantes. O substrato foi categorizado em cinco classes de acordo com o diâmetro médio do grão: 1 - argiloso, 2 - arenoso, 3 - cascalho, 4 - seixo e 5 - pedregulho. A velocidade superficial foi medida visualmente e também foi categorizada em cinco níveis: 1 - movimento quase imperceptível de água praticamente estagnado, 2 - movimentos perceptíveis sem alterações na superfície, 3 - superfície alterada com pequenas ondulações; 4 - superfície moderadamente alterada; e 5 - superfície alterada com fortes ondulações. O percentual de cobertura vegetal em 4 níveis (0-25%, 26-50%, 51-75%, 76-100%). A estabilidade do barranco foi avaliada a cada 5 metros e classificado em 0 (instável: solo nu; margem <1 m) ou 1 (estável: raízes arbóreas, rochas, vegetação densa; margem \geq 1 m. Não incluímos as variáveis físico/químicas pois de acordo com Ferreira *et al.* (2014), estas variáveis apresentam pouca variação dentro de riachos de águas claras na região de modo que não têm influência sobre a estrutura das comunidades de peixes.

Para representar a posição dos pontos de coleta dentro da bacia hidrográfica foram escolhidas as variáveis elevação (m), distância até o primeiro trecho de 4ª ordem e presença de barreira à jusante do ponto de coleta. Essas variáveis foram utilizadas para expressar o grau de isolamento entre os riachos amostrados e os canais principais da bacia.

Identificação das espécies

No laboratório as espécies foram identificadas e o conteúdo estomacal foi retirado através de incisão linear lateral. Os itens alimentares, analisados em uma lupa binocular e identificados até a menor categoria taxonômica possível (Mugnai *et al.*, 2010, Costa *et al.*, 2018, Ferreira *et al.*, 2005 e Triplehorn & Jhonsson 2011). Foram analisados os estômagos de todos os exemplares, exceto os da espécie *Kronichthys heylandi*, onde foi feita uma seleção de no máximo 10 indivíduos por ponto de tamanhos variados, devido ao grande número de exemplares.

Análise de Dados

Após a identificação do conteúdo estomacal foram montadas as matrizes de predador (linhas) – presa (coluna) contendo a presença (1) e ausência (0) de cada item alimentar j na espécie i . As matrizes foram organizadas em dois níveis: toda a comunidade dentro da bacia e separadamente para cada ponto de coleta. Todas as análises estatísticas descritas a seguir foram realizadas no software R (R Core Team 2018).

As métricas foram utilizadas para entender a estrutura das relações tróficas e baseadas nos trabalhos de Almeida-Neto *et al.* (2008), Dorman *et al.* (2009) e Vermaat *et al.* (2009), utilizando o pacote “BIPARTITE” no software R (R Core Team 2018; Dorman *et al.*, 2008; Dorman *et al.*, 2009 e Dorman, 2011) (Tabela 1). As métricas foram calculadas para a bacia como um todo (regional) e para cada ponto

individualmente (local). Benke (2018) conclui que as relações tróficas podem ser classificadas/estudadas em diferentes categorias, como por exemplo, quantificar a conexão entre as espécies e quantificar a sobreposição alimentar das mesmas. Dentro dessa ideia, organizamos as métricas tróficas em três grupos: I - *conectância e links por espécie*, que se referem a quantidade de ligações entre predador e presa e o quão complexa são essas conexões. II - *coeficiente de agrupamento e sobreposição de nicho*, que descrevem o grau e forma de compartilhamento de itens e III - *aninhamento e assimetria de rede*, que nos dão informações sobre gradiente de inserção de itens alimentares por predador na comunidade.

A métrica conectância calcula a proporção de interações realizadas no conjunto de todas as interações possíveis entre as espécies: quanto maior o valor da conectância, maior o grau de complexidade da teia. O número médio de links por espécie por sua vez, caracteriza a média de itens alimentares pertencentes a cada espécie de peixe da bacia. O coeficiente de agrupamento calcula o grau de similaridade entre as espécies de consumidores medido pelos padrões de consumo de presas. Valores baixos (0) significam alto coeficiente de agrupamento (i.e. grupos com alimentação semelhante). A sobreposição de nicho analisa a partilha de recursos pelas espécies e, finalmente, a assimetria da rede varia entre teias com mais presas do que predadores (simétrica) e mais predadores do que presa (assimétrica). A última métrica trófica refere-se ao grau de aninhamento, que aumenta na medida que os itens ingeridos por consumidores mais especialistas formam subconjuntos dos itens consumidos por espécies generalistas (Bascompte *et al.*, 2003; Almeida-Neto *et al.*, 2008).

Tabela 1. Métricas tróficas utilizadas e seus significados (Dorman *et al.*, 2009).

Grupo	Métrica	Fórmula	Significado
I	Conectância (<i>Connectance</i>)	$C=L/(IJ)$	Número de links observados (L) dividido pelo número total de links possíveis na teia, onde I é a espécie predador e J o item alimentar. Valores elevados indicam teias mais complexas.
	Ligações por espécie (<i>Links per species</i>)	$LS L_x = L/(I+J)$	Número médio de links por espécie
II	Coeficiente de agrupamento (<i>Cluster coefficient</i>)	CL	Conectividade trófica média entre as espécies, onde 0 = alto grau de semelhança alimentar enquanto 1 = sem semelhança na alimentação.
	Sobreposição de nicho (<i>Niche overlap</i>)	NO	Semelhança média no padrão de interação entre espécies do mesmo nível trófico (índice de Horn). Valores próximos a 0 indicam que não há uso comum de nichos, 1 indica perfeita sobreposição de nicho.
III	Assimetria da rede (<i>Web asymmetry</i>)	$W = (I - J)/(I + J)$	Analisa a assimetria da teia. Valores positivos indicam teias simétricas com níveis tróficos baixos (mais presa do que predador); valores negativos indicam teias assimétricas com níveis tróficos altos (mais predador do que presa).
	Aninhamento (<i>Nestedness</i>)	NES	Valores referidos como ‘temperatura’ T ($0^\circ - 100^\circ$). $T = 0^\circ$ indica aninhamento máximo e 100° indicam ausência de aninhamento.

Inicialmente foi feita a análise das relações tróficas em escala regional e utilizada uma análise de Modelo Nulo com 999 randomizações para verificar se os valores são aleatórios ou característicos para a comunidade. Dorman *et al.* (2009) sugerem que para este tipo de matriz, seja usada uma função onde se mantem os proporcionais dos totais das colunas e das linhas. As matrizes de consumo-recurso foram aleatorizadas utilizando o pacote Eco-SimR (Gotelli *et al.*, 2015) utilizando a rotina de simulação “sim8”.

Posteriormente às análises a nível regional (bacia), as mesmas métricas e outras análises foram calculadas a nível local (para cada riacho coletado). Para compreender como a composição dos recursos alimentares varia em função da estrutura ambiental/espacial dentro das comunidades amostradas, foi feita uma análise RLQ (Boccard *et al.*, 2011). Nesta análise avaliamos a relação entre dados ambientais e estrutura dos recursos alimentares a partir de três matrizes: R (ponto x variáveis ambientais), L (ponto x abundância de consumidores) e Q (consumidores x ocorrência dos itens alimentares). Para minimizar as diferenças entre espécies abundantes e raras foi utilizada a transformação de Hellinger sobre a matriz de abundância. As matrizes R e Q foram padronizadas (média 0, desvio padrão 1) para permitir comparações de variáveis medidas em diferentes escalas (Melo & Hepp, 2008; Ribeiro *et al.*, 2016). Essa análise, formula equações para cada matriz, e às multiplica, gerando uma matriz características das espécies (no caso do trabalho, os itens alimentares) x variáveis ambientais, a fim de entender se as variáveis influenciam os itens alimentares.

Para compreender a influência da estrutura dos habitats e do grau de isolamento dos trechos de riacho sobre os indicadores das teias tróficas, foi feita uma análise de redundância parcial (pRDA) seguida de uma análise de partição de variâncias utilizando o pacote Vegan (Oksanen *et al.* 2018). Para essas duas análises, foi feita a priori, a divisão das variáveis: variáveis ambientais (largura, profundidade, substrato, cobertura, estabilidade e margem) e variáveis espaciais (Elevação, barreira à jusante e distância do rio). A partir dessa divisão, as análises pRDA foram feitas a fim de identificar como as métricas variam em função das características ambientais e espaciais da bacia. Após a pRDA, foi feita a partição de variância, onde mantendo-se as divisões das variáveis, foi identificado o quanto cada grupo (variáveis espaciais e ambientais) influenciaram em porcentagem as métricas separadamente e em conjunto.

RESULTADOS

Foram amostrados riachos entre 7 e 241 m de altitude e distantes de 0,15 e 9,27 km até o primeiro trecho de 4ª ordem. A largura média dos trechos variou entre 1,7 m a 9 m e a profundidade entre 15,58 e 45,39 cm. Foram identificadas 21 espécies de peixes, sendo 19 espécies (com conteúdo estomacal) com um total de 1652 indivíduos (Tabela 2). Somente em *Acentronichthys leptos* e *Oligosarcus hepsetus* não foram encontrados estômagos cheios para serem analisados. Foram identificados 68 itens alimentares, sendo a grande maioria composta macroinvertebrados (insetos, crustáceos e aracnídeos).

As três espécies de cascudos (*Ancistrus multipinus*, *Kronichthys heylandi* e *Schizolecis guntheri*) consumiram unicamente perifiton/sedimento. *Crenicichla iguapina* e *Trichomycterus ihering* também se alimentaram de apenas um item, enquanto que as espécies com maior diversidade de itens alimentares foram *Rhandioglanis transfaciatus* (39 itens) e *Deuterodon iguape* (36 itens) (Figura 2, Tabela 2). Os principais itens consumidos por espécie estão descritos na Tabela 3.

Tabela 2. Espécies de peixes, número de exemplares, frequência de ocorrência (em quantos riachos cada espécie apareceu) e número de itens alimentares dos peixes coletados na bacia do Rio Itanhaém.

Espécie	N	FO	N _{itens}
<i>Ancistrus multipinnis</i>	10	4	1
<i>Bryconamericus microcephalus</i>	23	6	15
<i>Characidium japuhybense</i>	396	28	26
<i>Characidium</i> sp 1	107	16	22
<i>Crenicichla iguapina</i>	1	1	1
<i>Deuterodon iguape</i>	204	17	36
<i>Geophagus brasiliensis</i>	8	3	7
<i>Gymnotus pantherinus</i>	8	9	21
<i>Gymnotus sylvius</i>	1	1	4
<i>Hollandichtys multifasciatus</i>	78	9	20
<i>Kronichthys heylandi</i>	234	29	1
<i>Mimagoniates microlepis</i>	147	12	21
<i>Pimelodella transitória</i>	13	6	10
<i>Rhamdia quelen</i>	5	4	12
<i>Rhamdioglanis transfasciatus</i>	201	29	39
<i>Schizolecis guntheri</i>	94	12	1
<i>Scleromystax barbatus</i>	60	9	16
<i>Trichomycterus zonatus</i>	58	8	17
<i>Trichomycterus ihering</i>	4	3	1

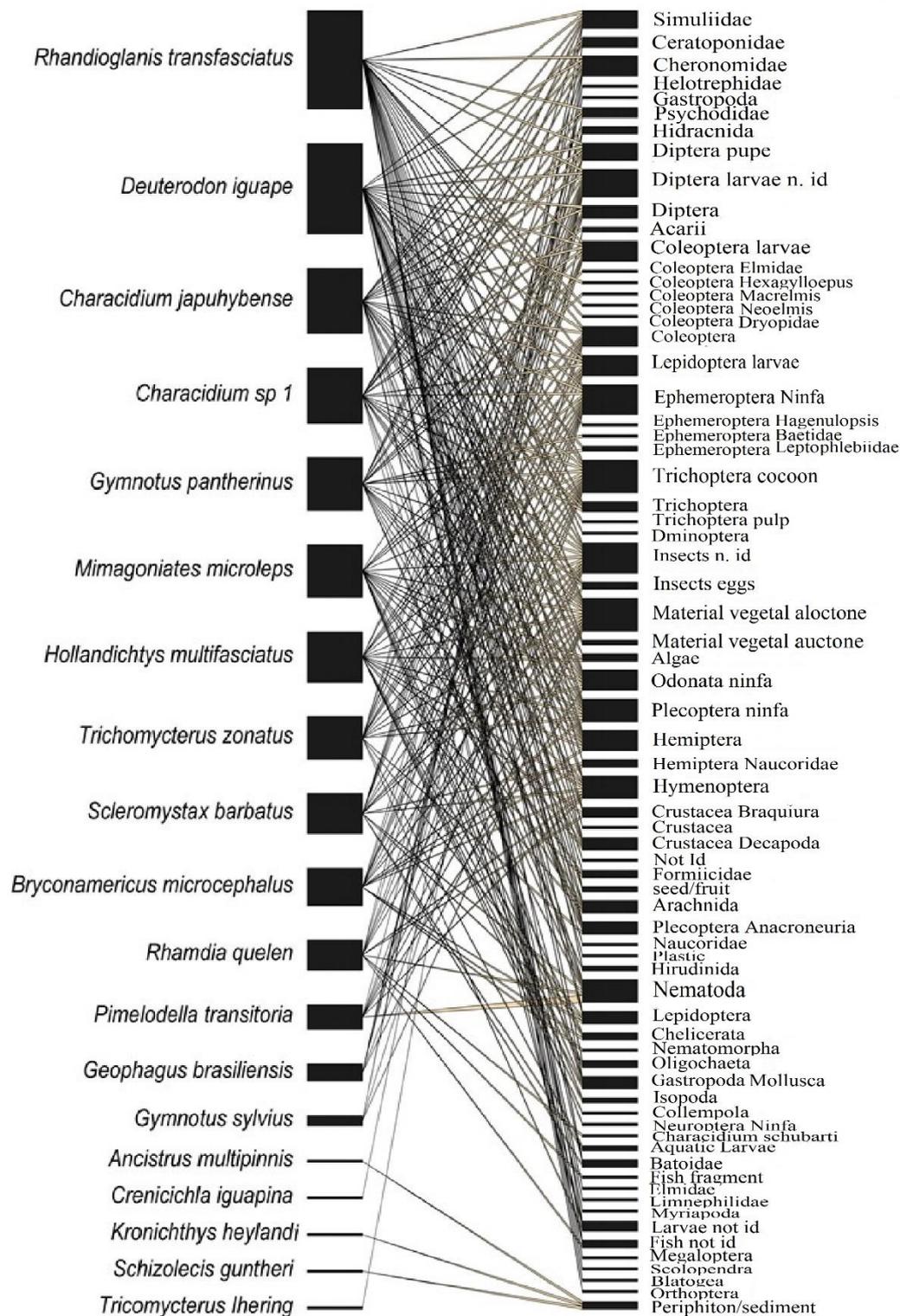
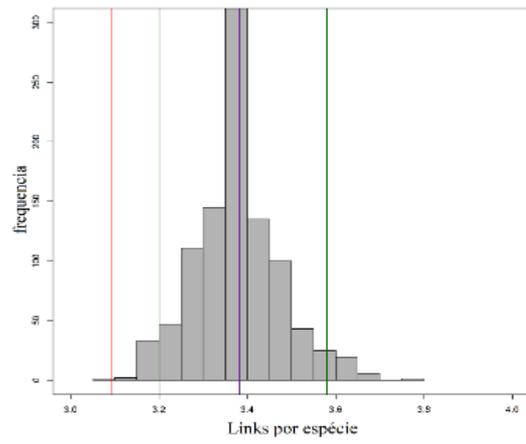


Figura 2: Descrição da estrutura trófica entre predadores (esquerda) e presas (direita). A linha indica se um determinado recurso esteve presente em ao menos um estômago. O tamanho das caixas representa o número de itens (presas).

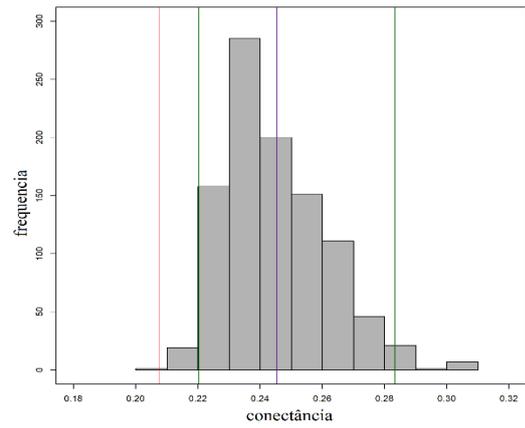
Tabela 3. Espécies de peixes e seus três principais itens alimentares.

Espécie	Principais itens
<i>Ancistrus multipinnis</i>	Perifiton.
<i>Bryconamericus microcephalus</i>	Material vegetal alóctone (M.V.A.), Ninfa de Ephemeroptera (N.E.) e Hymenoptera.
<i>Characidium japuhybense</i>	Casulo de Trichoptera (C.T.), Chironomidae e N.E.
<i>Characidium sp.</i>	C.T., Chironomidae e N.E.
<i>Crenicichla iguapina</i>	Helotrephidae.
<i>Deuterodon iguape</i>	C.T., M.V.A. e resto de insetos.
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Gastropode, M.V.A. e C.T.
<i>Gymnotus pantherinus</i>	C.T., M.V.A. e Coleoptera.
<i>Gymnotus sylvius</i>	M.V.A., N.E. e Simuliidae.
<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	Formiciidae, resto de insetos e Coleoptera.
<i>Kronichthys heylandi</i>	Perifiton.
<i>Mimagoniates microlepis</i>	Larva de Diptera, N.E. e resto de insetos.
<i>Pimelodella transitória</i>	N.E., larva de Diptera e resto de insetos.
<i>Rhamdia quelen</i>	Hymenoptera, Crustáceo (Braquiura) e resto de insetos.
<i>Rhamdioglanis transfasciatus</i>	C.T., Chironomidae e N.E.
<i>Schizolecis guntheri</i>	Perifiton.
<i>Scleromystax barbatus</i>	Larva de Diptera, C.T. e M.V.A.
<i>Trichomycterus zonatus</i>	N.E., C.T. e larva de Diptera.
<i>Trichomycterus ihering</i>	Chironomidae.

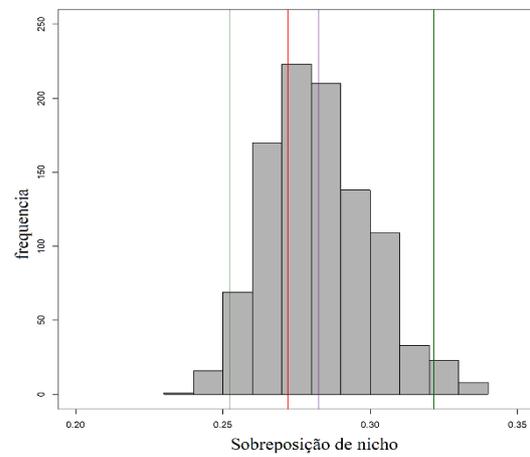
Os valores médios das métricas para a comunidade em escala regional e o resultado do modelo nulo para cada métrica são encontrados na Figura 3 e Tabela 4. Os valores de conectância, links por espécies, coeficiente de agrupamento, sobreposição de nicho e aninhamento são valores abaixo do esperado ao acaso, enquanto que assimetria de rede resultou em um valor acima da média esperada em uma comunidade aleatória.



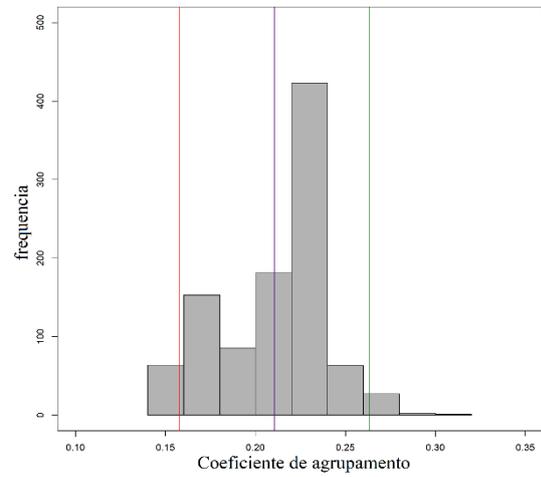
a



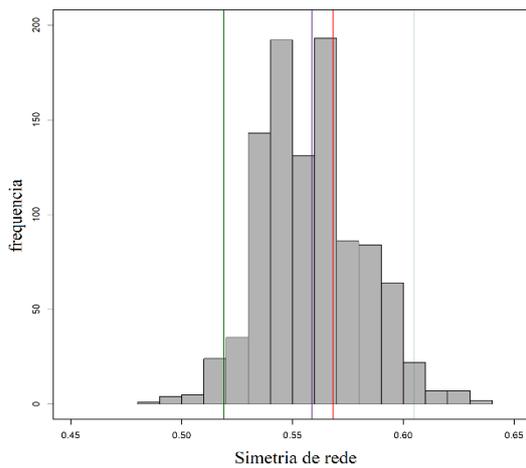
b



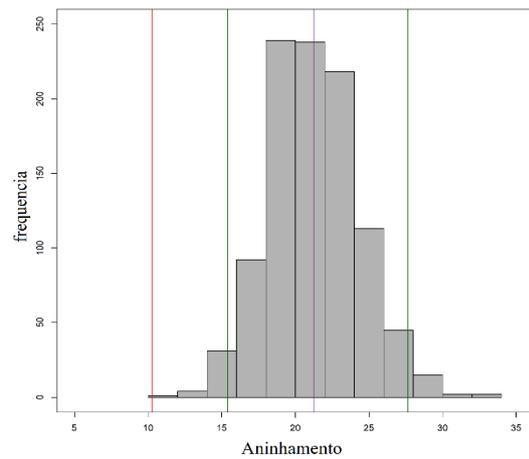
c



d



e



f

Figura 3. Resultados das randomizações das métricas tróficas. Em vermelho: valor observado; roxo: valor médio e em verde: intervalo de confiança de 95%. A) Links por espécies. B) Conectância. C) Sobreposição de nicho. d) Coeficiente de agrupamento. e) Simetria de rede. F) Aninhamento.

Tabela 4: Indicadores da estrutura da teia trófica na metacomunidade. X_{obs} : valores observados; $\bar{X} (IC_{95})$: média e intervalo de confiança a 95% do modelo nulo; p : proporção de valores iguais ou mais extremos que os observados.

Métricas	X_{obs}	$\bar{X} (IC_{95})$	p
Conectância	0,21	0,24 (0,22-0,28)	0,001
Links por espécie	3,22	3,38 (3,20-3,58)	0,001
Coefficiente de agrupamento	0,15	0,21 (0,15-0,26)	0,064
Sobreposição de nicho	0,27	0,28 (0,25-0,32)	0,309
Simetria de rede	0,57	0,55 (0,51-0,60)	0,679
Aninhamento	10,9	21,23 (15,41-27,63)	0,001

Na escala local, o número de ligações variou entre 0,66 e 1,56, significando que as espécies possuem baixa diversidade de presas em cada riacho. O maior valor de conectância foi 0,5 e o menor 0,19, ou seja, o número de links valores observados são, no máximo, 50% dos totais de links possíveis. O coeficiente de agrupamento variou entre 0,95 e 0,11, mostrando uma diferença alimentar considerável dentro da escala citada na Tabela 1. A sobreposição de nicho variou entre 0,65 e 0,22, o que significa que todas as comunidades possuem sobreposição alimentar das espécies, no máximo de 65% da sobreposição total possível. A assimetria de rede variou entre 0,73 e 0,30, mostrando que as comunidades variam de 30 a 73% mais o número de presas em função dos predadores. Em níveis locais o aninhamento fica entre 0,19° e 0,5°, onde na escala de 0° (aninhamento perfeito) e 100° (ausência de aninhamento), significa que em todas as comunidades da bacia, existe um gradiente onde consumidores especialistas utilizam um subgrupo dos itens alimentares consumidos por consumidores mais generalistas (As informações para as subbacias são encontradas na sessão Anexo).

A análise RLQ mostrou que a velocidade, substrato e barreira a jusante foram os fatores com maior importância, influenciando a estrutura de macroinvertebrados identificados como itens alimentares ($p = 0,001$) (Figura 4). As variáveis de hábitat explicaram 19,1% ($p = 0,01$) enquanto o grau de isolamento explicou 11,7% ($p = 0,01$) da variação da estrutura das teias tróficas. A variação conjunta não foi importante ($R^2 \approx 0$). A análise de pRDA mostrou importância significativa ($p = 0,05$) unicamente para a variável elevação (Figura 5).

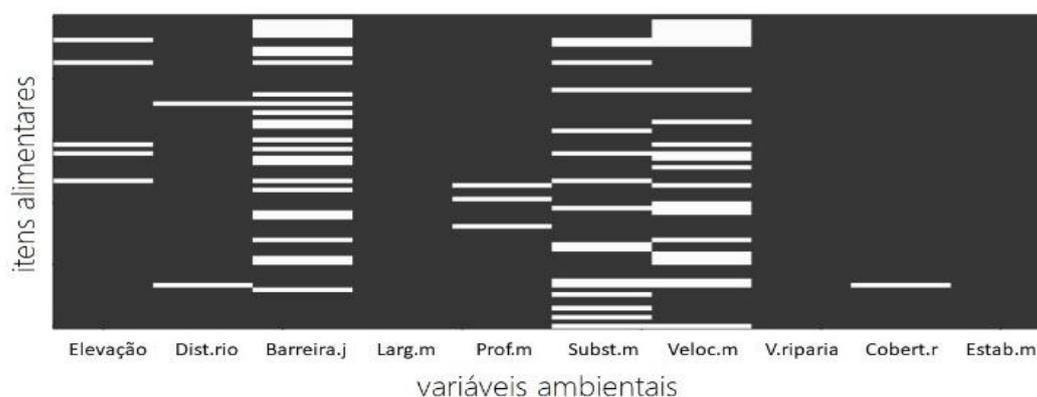


Figura 4. Resultados da análise RLQ, onde as linhas são os itens alimentares influenciados pelas colunas das variáveis ambientais. As faixas em branco representam em quais itens as variáveis ambientais influenciam ($p \leq 0,01$).

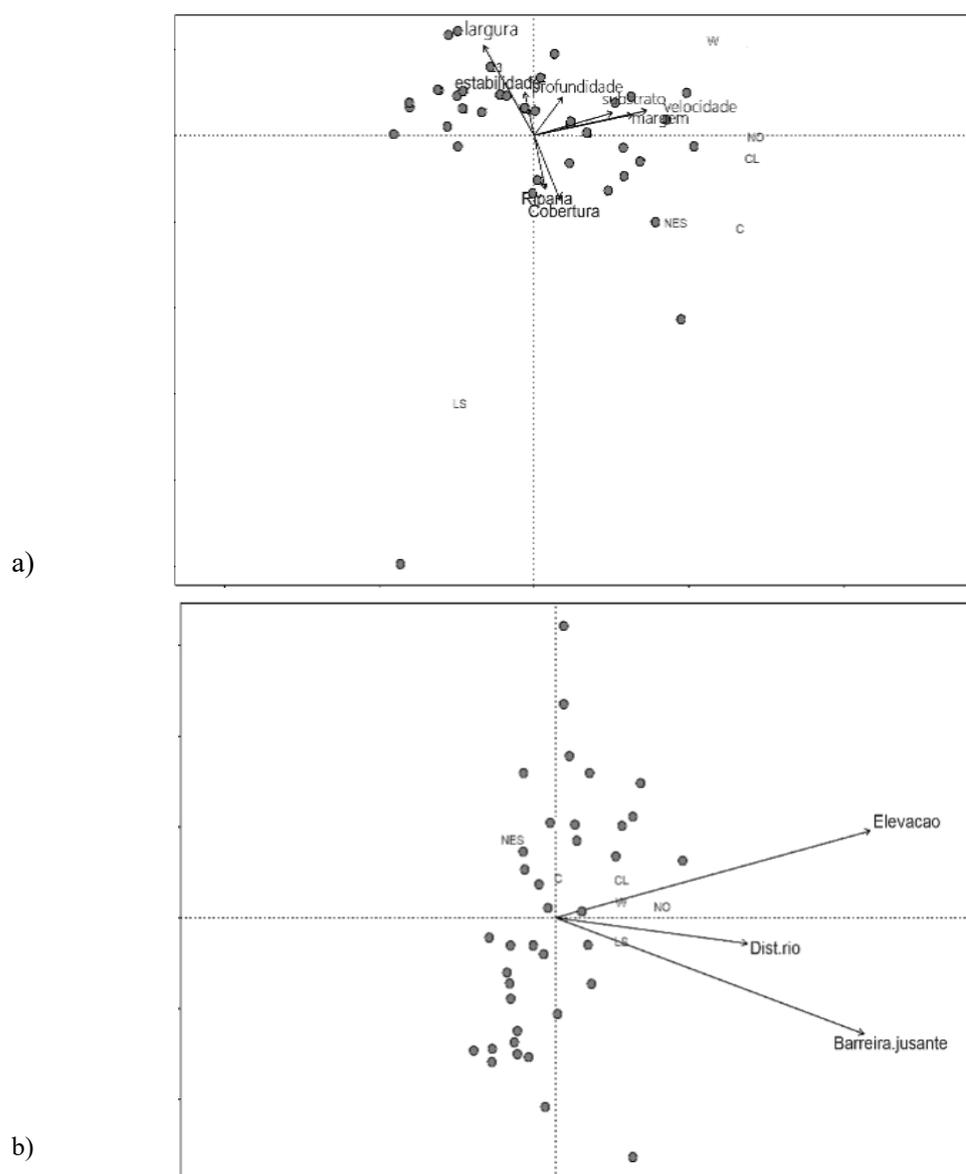


Figura 5. a) RDA métricas tróficas em função das variáveis ambientais. b) RDA métricas tróficas em função das variáveis espaciais.

DISCUSSÃO

Métricas tróficas nos ajudam a entender como são as relações alimentares em uma comunidade. Ao analisar a estrutura dessas relações sob influência de variáveis ambientais e espaciais, podemos entender como as influências em escalas local (riachos) e regional (bacia) interferem sobre a estrutura trófica (Saraiva *et al.*, 2018; Pollissier *et al.*, 2018). A partir dos resultados obtidos, foi possível verificar que a elevação dos riachos influencia a sobreposição de nicho das espécies, em que os peixes dos riachos de maiores altitudes apresentam um maior compartilhamento de itens alimentares.

Em nível regional, os resultados das métricas tróficas unidos com os resultados do modelo nulo

nos ajudam a entender como são as relações tróficas da ictiofauna dos riachos, dentro dos três grupos explicativos sobre essas relações (Tabela 4). Do grupo de métricas I, que nos informam o grau de complexidade da comunidade, a conectância é significativamente mais baixa do que esperado ao acaso. O valor médio da conectância foi de 0,21, o que significa que em média são observados somente 21% do total de ligações possíveis na comunidade considerando no número de predadores e presas envolvidas. O valor médio observado para a bacia de links por espécie (3,22) é pouco menor que o valor médio ao acaso (3,38), mas está dentro dos limites encontrados em comunidades aleatórias. Sobre o grupo II, o coeficiente de agrupamento médio a nível da bacia foi inferior à média que seria encontrada ao acaso, significando que as espécies possuem alimentação relativamente semelhante regionalmente. A sobreposição de nicho das espécies teve uma média observada (0,27) quase sem diferença da média para uma comunidade aleatória (0,28), correspondendo a 27% do total de sobreposição de nicho possível. Sobre o terceiro e último grupo de métricas, o grau de assimetria sugere que o maior número de presas é condizente com o esperado ao acaso e que todas as comunidades são simétricas (possuem mais presas do que predador). Por último, a métrica aninhamento, da qual a média para a bacia mostra que existe um forte aninhamento de predadores para a bacia.

Em níveis locais, as espécies possuem alimentação relativamente semelhante ao longo da bacia. A sobreposição diminui ao longo do gradiente longitudinal, mas de forma geral, as espécies possuem uma diversidade alimentar semelhante ao longo da bacia, baseada principalmente em invertebrados. Todas as comunidades da bacia são simétricas e por fim, que apesar do elevado grau de aninhamento para a comunidade como um todo, não existe uma variação associada ao gradiente longitudinal nestes valores.

Anderson & Haynes (2018) defendem que o número de conexões entre as espécies, conjunto de itens alimentares e o compartilhamento dos recursos variam muito de ambiente para ambiente, em especial, ambientes com características físicas diferentes. Em nossos resultados, esta variação decorreu da influência da presença de barreira a jusante, tipo de substrato e velocidade de corrente sobre a composição da maior parte de itens alimentares e da influência da elevação sobre os descritores das teias tróficas. Atkinson *et al.* (2018) encontraram evidências de que a elevação dos riachos influencia a composição das teias tróficas de riachos em ambientes temperados. Gonçalves *et al.* (2018) e Neres-Lima *et al.* (2017), concluíram que as teias alimentares em ambientes lóticos baseiam-se boa parte em fontes autóctones que por sua vez podem ser parcial ou totalmente sustentadas por material alóctone derivado da paisagem terrestre circundante. Deste modo, peixes insetívoros aquáticos se beneficiam indiretamente da contribuição da matéria orgânica das matas ciliares, uma vez que muitos insetos aquáticos (principalmente formas imaturas) se alimentam de detritos e restos de plantas, que são transportados por o escoamento. Variáveis de hábitat como velocidade de corrente, substrato e barreira à jusante, são utilizadas para caracterizar manchas hidrogeográficas em ambientes de riachos (Thorp *et al.* 2006) que, por sua vez, têm relação com o gradiente longitudinal e influenciam a diversidade de invertebrados nestes ambientes (Jones & Schmidt, 2018).

Em trabalhos sobre relações tróficas (Polis & Winemiller, 1996; Pascual & Dune, 2006; Arim *et al.*, 2016; Anderson & Haynes, 2018), um ponto fundamental é a influência do tamanho da teia sobre os indicadores de sua estrutura. Dorman *et al.* (2009) avaliaram esta questão para cerca de 20 indicadores de teias tróficas, dentre os quais aqueles utilizados neste estudo. Os autores mostram que apenas o número de

links por espécie sofre forte influência da riqueza. O tamanho da teia parece não exercer influência sobre aninhamento, sobreposição de nicho e simetria de rede, enquanto as métricas conectância e coeficiente de agrupamento, os valores tendem a se estabilizar para comunidade a partir de 50 espécies (presas e predadores). Estes resultados sugerem que das métricas utilizadas no presente estudo a maior parte sofre pouca ou nenhuma influência do tamanho da teia, embora este ponto ainda deva ser melhor avaliado em estudo futuros.

Em resumo, foi identificado que estrutura trófica na bacia varia em função da elevação, um reflexo da influência do gradiente longitudinal da bacia sobre distribuição de diferentes manchas de habitat (caracterizadas pela variação na velocidade de corrente, substrato). A influência da presença de barreira a jusante denota a influência de fatores regionais sobre a estrutura local das teias tróficas, um resultado predito por outros autores neste tipo de sistema (Arim *et al.* 2016). Em riachos mais altos, as espécies partilham mais os recursos alimentares, devido as características do ambiente, onde a velocidade de corrente e a declividade são maiores e os microhabitats são menos diversos, forçando as espécies a terem uma dieta semelhante. Os riachos de baixas altitudes, possuem os mais baixos valores de coeficiente de agrupamento, conectância e sobreposição de nicho, o que provavelmente pode ser explicado pelo aumento do volume de água, largura do canal, maior espaço e diversidade de habitats, além do maior número de espécies envolvidas de presas e predadores envolvidas, fazendo com que as espécies possam diversificar a dieta e comportamento.

BIBLIOGRAFIA

- Allan, D. J. & Castillo, M. M. 2007. *Stream Ecology: structure and function of running Waters* – second edition, Spring.
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239.
- Anderson, K. E. & Haynes, S. M. 2018. The effects of dispersal and river spatial structure on asynchrony in consumer-resource metacommunities. *Freshwater Biology*. DOI: 10.1111/fwb.12998.
- Arantes, C. C.; Castello, L.; Cetra, M. & Schilling, A. 2013. Environmental influences on the distribution of arapaima in Amazon floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, volume 96, Issue 10-11, pp 1257-1267.
- Araujo, F.G.; Pinto, B. C. T. & Teixeira, T. P. 2009. Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil: evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. *Hydrobiologia*. 618:89-107. Doi 10.1007/s10750-008-9551-5.
- Araujo, M. S.; Martins, E. G.; Cruz, L. D.; Fernandes, F. R.; Linhares, A. X.; Dos Reis, S. F. & Guimarães Jr, P. R. 2010. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos* 119: 81-88. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x.
- Arim, M.; Borthgaray, A. I. & Giacomini, H. C. 2016. Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. *NRC Research Press. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Downloaded from www.nrcresearchpress.com.
- Atkinson, C. L.; Encalada, A. C.; Rugenski, A. T.; Thomas, S. A.; Landeira-Dabarca, A.; Poff, N. LeRoy & Flecker, A. S. 2018. Determinants of food resource assimilation by stream insects along a tropical elevation gradient. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4142-2>.
- Bascompte, J.; Jordano, J.; Melián, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 100 (16) 9383-9387; <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>.
- Benke, A. C. 2018. River food webs: an integrative approach to bottom-up flow webs, top-down impact webs, and trophic position. doi: 10.1002/ecy.02228.

- Braga, F. N. S. 2004. Habitat, distribuição e aspectos adaptativos de peixes da microbacia do ribeirão Grande, Estado de São Paulo. *Acta Scientiarum. Biological Sciences Maringá*, v. 26, no. 1, p. 31-36.
- Camargo, A. F. M. & Cancian, L. F. 2016. Ecologia da bacia do rio Itanhaém: características limnológicas e uso do solo. In: MORAES, MEB., and LORANDI, R., orgs. *Métodos e técnicas de pesquisa em bacias hidrográficas* [online]. Ilhéus, BA: Editus, pp. 197-218. ISBN 978-85-7455-443-3. Available from SciELO Books <http://books.scielo.org>.
- C.B.H. – B.S. (Comitê das Bacias Hidrográficas – Baixada Santista). 2009. Plano de Bacia Hidrográfica para o Quadriênio 2008-2011 do Comitê da Bacia Hidrográfica da Baixada Santista. Relatório Final - Volume I – Diagnóstico. Governo do Estado de São Paulo, Brasil.
- Cetra, M; Petrere Júnior, M. & Barrella, W. 2017. Relative influences of environmental and spatial factors on stream fish assemblages in Brazilian Atlantic rainforest. *Fish Management and Ecology*. Doi: 10.1111/fme.12207.
- Costa, I. D.; Petry, A. C. & Mazzoni, R. 2018. Responses of fish assemblages to subtle elevations in head-water streams in southwestern Amazonia. *Hydrobiologia* 809:175–184 <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3463-1>.
- Dorman, C. F.; Fründ, J.; Blüthgen, N. & Gruber, B. 2009. Indices, Graphs and Null Models: Analysing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dormann, C.F., Gruber B. & Fruend, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news Vol 8/2*, 8 - 11.
- Dormann, C.F. 2011. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology* 1, 1 - 20.
- Edds, D. R. 1993. Fish Assemblage Structure and Environmental Correlates in Nepal's Gandaki River. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)* DOI: 10.2307/1446294
- Esteves, K. E. & Aranha, J. M. R. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. *Oecologia Australis* · January.
- Ferreira, F.C. & Petrere Jr., M. 2009. The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Hydrobiologia (The Hague. Print)*, v. 636, p. 11-34.
- Ferreira, P. S. F.; Salles, F. F. & Gomes, L. D. 2005. Taxonomia de insetos aquáticos. Viçosa, MG.

- Giacomini, H. C. & Petrere Jr. 2010. A estrutura de teias tróficas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Limnologia* – nº38.
- Gonçalves, C. S.; Braga, F. M. S. & Casatti, L. 2018. Trophic structure of coastal freshwater stream fishes from na Atlantic rainforest: evidence of the importance of protected and forest-covered áreas to fish diet. *Environmental Biology Fishery*. 101:933-948. Doi: 10.1007/s10641-018-0749-8.
- Gotelli, N. J.; Hart, E. M. & Ellison, A. M. 2015. EcoSimR: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. <http://github.com/gotellilab/EcoSimR> DOI: 10.5281/zenodo.16522
- Heino, J.; Soininen, J.; Alahuhta, J.; Lappalainen, J. & Virtanen, R. 2017. *Oecologia*. Community Ecology – original research. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Doi: 10.1007/s00442-016-3750-y.
- Heleno, R.; Devoto, M. & Pocock, M. 2012. Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? *ELSEVIER Journal. ScienceDirect – Ecological Indicators*. doi:10.1016/j.ecolind.2011.06.032.
- Jones, N. E. & Schmidt, B. J. 2018. Influence of tributaries on the longitudinal invertebrate communities. *River Res Applic*. 2018; 34:165–173. wileyonlinelibrary.com/journal/rra. Doi: 10.1002/rra.3240
- Legendre, P. & Legendre, L. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier Radarweg 29, PO Box 211, 1000 AE Amsterdam, The Netherlands The Boulevard, Langford Lane, Kidlington, Oxford OX5 1GB, UK ISBN: 978-0-444-53868-0
- May, R. M. 1973. Time-delay versus stability in population models with two and three trophic levels. *Ecology – Ecological Society of America*. <https://doi.org/10.2307/1934339>
- Mugnai, R.; Nessimian, J. L. & Baptista, D. F. 2010. *Manual de identificação de Macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Technical Books, Rio de Janeiro, RJ.
- Neres-Lima, V.; Machado-Silva, F.; Baptista, D. F.; Oliveira, R. B. S.; Andrade, P. M.; Oliveira, A. F.; Sasada-Sato, C. Y.; Silva-Junior, E. F.; Feijó-Lima, R.; Angelini, R.; Camargo, P. B. & Moulton, T. P. 2017. Allochthonous and autochthonous carbono flows in food webs of tropical forest streams. *Freshwater Biology*. Doi: 10.1111/wb12921.
- Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlenn, D.; Minchin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Henry, M.; Stevens, H.; Szoecs, E. & Wagner, H. 2018. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

- Oyakawa, O. T.; Akama, A.; Mautari, K. C. & Nolasco, J. C. 2006. Peixes de Riachos da Mata Atlântica: nas unidades de conservação do Vale do Rio Ribeira de Iguape no Estado de São Paulo. Editora Neotrópica.
- Padial, A. A.; Ceschin, F.; Declerck, S. A. J.; Meester, L. D.; Bonecker, C. C.; Lansac-Tôha, F. A.; Rodrigues, L.; Rodrigues, L. C.; Train, S.; Velho, L. F. M. & Bini, L. M. 2014 Dispersal Ability Determines the Role of Environment Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PLoS ONE* 9(10): e111227. doi:10.1371/journal.pone.0111227.
- Pascual, M. & Dunee, J. A. 2006. The Network Structure of Food Webs. In: *Ecological Networks Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. pp. 27-86. Oxford University Press.
- Pires, M. M.; Guimarães Jr, P. R.; Araújo, M. S.; Giarretta, A. A.; Costa, J. C. L. & Dos Reis, S. F. 2011. The nested assembly of individual-resource networks. *Journal of Animal Ecology*, 80, 896-903. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x.
- Polis, G. A. & Winemiller, K. O. 1996. *Food Webs – integration of patterns & Dynamics*. Springer Science + Business Media. ISBN 978-1-4615-7009-7 ISBN 978-1-4615-7007-3 (eBook) DOI 10.1007/978-1-4615-7007-3.
- R Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rosemond, A. D.; Pringle, C. M.; Ramírez, A. & Paul, M. J. 2001. A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology* 82:2279–2293. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2279:ATOTDA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2279:ATOTDA]2.0.CO;2)
- Ristl, K; Plitzko, S. J & Drossel, B. 2014. Complex response of a food-web module to symmetric and asymmetric migration between several patches. *Journal of Theoretical Biology* 354 54-59.
- Rodrigues-Filho, C. A. S.; Gourgel-Lourenço, R. C.; Lima, S. M. Q; Oliveira, E. F. & Sánchez-Botero, J. I. 2017. What governs the functional diversity patterns of fishes in the headwater streams of the humid forest enclaves: environmental conditions, taxonomic diversity or biotic interactions? *Environmental Biology Fish* 100:1023-1032. Doi 10.1007/s10641017-0603-4.
- Scotti, M.; Bondavalli, C.; Bodini, A. & Allesina, S. 2009. Using trophic hierarchy to understand food web structure. *Oikos* 118: 1695_1702, doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17073.x, The Authors. Journal compilation.

- Thorp, J. H.; Thoms, M. C. & Delong, M. D. 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 22:123-147. Doi: 10.1002/rra.901.
- Tolonen, K. T.; Cai, Y.; Vilmi, A.; Karjalainen, S. M.; Sutela, T. & Heino, J. 2018. Environmental filtering and spatial effects on metacommunity organization differ among littoral macroinvertebrate groups deconstructed by biological traits. *Aquatic Ecology*. Springer Science+Business Media B.V., part of Springer Nature 2018 <https://doi.org/10.1007/s10452-018-9649-4>.
- Tonkin, J. D.; Altermatt, F.; Finn, D. S.; Heino, J.; Olden, J. D.; Pauls, S. U. & LYTLE, D. A. 2017. The role of dispersal in river network metacommunities: patterns, processes and pathways. *Freshwater Biology*. 2018;63:141–163. wileyonlinelibrary.com/journal/fwb © 2017 John Wiley & Sons Ltd.
- Tonkin, J. D.; Heino, J. & Altermatt, F. 2018. Metacommunities in river networks: the importance of network structure and connectivity on patterns and processes. *Freshwater Biology*. Doi: 10.1111/fwb.13045.
- Triplehorn, C. A. & Jonnson, N. F. 2015. Estudo dos insetos - Tradução da 7ª edição de Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects. Editora Cengage do Brasil.
- Vannote, R. L.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 37, No. 1: pp. 130-137.
- Vermaat, J. E.; Dunne, J. A. & Gilbert, A. J. 2009. Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology*, 90(1), pp. 278-282.
- Williams, R. J.; Berlow, E. L.; Dunne, J. A.; Barabási, A. & Martinez, N. D. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.192448799.
- Williams, R. J. & Martinez, N. D. 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology*, 77, 512-519. Doi: 10.1111/j1365-2656.2008.01362.x.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, Vol. 60, No. 3 (SEP, 1990), 331-367.
- Winemiller, K. O.; Agostinho, A. A. & Caramaschi, E. P. 2008. Fish Ecology in Tropical Strams. Chapter · In book: *Tropical Stream Ecology*, pp.107-III DOI: 10.1016/B978-012088449-0.50007-8

ANEXO

Tabela 5. Pontos com maiores e menores altitudes (elevação) das Subbacias da Bacia do Rio Itanhaém, com seus respectivos valores das métricas tróficas: Links por espécie (L), Conectância (C), Sobreposição de nicho (NO), Coeficiente de agrupamento (CI), Assimetria de rede (W) e Aninhamento (NES).

Bacia	Pontos	Elevação	L	C	NO	CI	W	NES
Rio Branco	42	42	1,15	0,36	0,48	0,25	0,57	26,58
	15	18	1,16	0,27	0,46	0,2	0,72	27,00
Rio Preto	12	241	1,37	0,33	0,53	0,4	0,62	24,65
	26	12	1,53	0,38	0,37	0,4	0,61	38,74
Aguapeu	30	104	1,2	0,5	0,41	0,33	0,6	40,96
	32	7	1,12	0,25	0,28	0,16	0,5	29,13
Mambu	29	103	1,08	0,27	0,41	0,2	0,58	28,63
	18	10	1,2	0,5	0,35	0,33	0,6	40,96

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho procuramos identificar a estrutura trófica nas comunidades dos riachos e posteriormente para a bacia, e se essa estrutura sofria influência de fatores ambientais ou espaciais dentro da escala de paisagem da bacia hidrográfica. Foi possível a identificação de que a elevação do riacho influencia essas estruturas, desde a composição da diversidade e as relações tróficas, como por exemplo, o compartilhamento dos recursos, onde foi visto que em riachos mais altos, as espécies partilham mais os recursos alimentares, devido as características do ambiente, respondendo positivamente à hipótese e objetivos do trabalho.

Esses resultados nos permitem visualizar como as relações podem ser influenciadas dentro da escala de paisagens utilizando o conceito de metacomunidades, mas também entender pontualmente as relações, por exemplo, espécies de peixes fisicamente diferentes que possuem sobreposição no nicho, compartilhando os mesmos itens alimentares.