



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

FRANCISCO KEILO TEIXEIRA

**RIOS INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO: O EFEITO DO
AMBIENTE E DO ESPAÇO NA ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE PEIXES**

FORTALEZA

2023

FRANCISCO KEILO TEIXEIRA

RIOS INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO: O EFEITO DO AMBIENTE E
DO ESPAÇO NA ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE PEIXES

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Carla Ferreira Rezende.

FORTALEZA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- T266r Teixeira, Francisco Keilo.
Rios intermitentes do semiárido brasileiro: o efeito do ambiente e do espaço na estrutura da metacomunidade de peixes / Francisco Keilo Teixeira. – 2023.
82 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2023.
Orientação: Profa. Dra. Carla Ferreira Rezende.
1. Elementos de estrutura de metacomunidades. 2. Assembleia de peixes. 3. Caatinga. I. Título.
CDD 577
-

FRANCISCO KEILO TEIXEIRA

RIOS INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO: O EFEITO DO AMBIENTE E
DO ESPAÇO NA ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE PEIXES

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 30/11/2020.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Carla Ferreira Rezende (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Julia Caram Sfair
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Luciana Gomes Barbosa
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

Dra. Luisa Resende Manna
Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ)

Prof. Dr. Rafael Rios Moura
Universidade do Estado de Minas Gerais (UEMG)

A Deus.

Aos meus pais e à minha família

AGRADECIMENTOS

Esta tese é fruto do esforço colaborativo de um conjunto de pessoas e instituições que contribuíram direta e indiretamente para que ela fosse concluída com êxito.

Agradeço inicialmente à minha orientadora Prof. Dra. Carla Ferreira Rezende. A senhora foi além de uma excelente orientadora, uma amiga. Exemplo de humanidade e educação. Obrigado, professora!

À equipe do Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Aquáticos – LEEA – da Universidade Federal do Ceará - UFC: Victor Távora, Frederico Garcia, Meire Costa, Tamara Marciel, Maria Rita Duarte, Bárbara Oliveira, Thais Maia, Livânio Cruz, André Pereira, Sérgio Cunha, Sarah Lima, Larissa Nayara, Bianca Terra, Cynthia Ogawa, Daniel Pontes, Hélio Coelho, Milena Gonçalves, Gesuina Landim, Elisa Cravo Felipe Alecrim, Marcela Portela, Chico Mário, Amanda Queiroz, Joaquim Deusdedit, Thabata Cavalcante e Bergson Mulato.

Aos membros da banca examinadora, obrigado pelas colaborações e sugestões.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais e à Universidade federal do Ceará, agradeço o apoio ao longo da minha trajetória na pós-graduação.

À Universidade Federal da Paraíba, UFPB, agradeço em nome do professor Elvio Medeiros. À Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, agradeço aos pesquisadores Telton Ramos, Roney Paiva, Marcio Silva, Yuri Abrantes e professor Sergio Lima pelo apoio em seu laboratório, pela ajuda no tombamento das espécies e ensinamentos em taxonomia de peixes.

Ao Carlos Rodrigues-Filho pelo apoio e contribuições estatísticas no R.

Agradeço o apoio financeiro da CAPES, com a manutenção da bolsa de estudos, sem a qual não teria sido possível a conclusão desta pesquisa. Ao CNPq e a FUNCAP que financiaram os equipamentos e as atividades de campo, por meio de projetos de pesquisa financiados pelos editais Universal e Pronem, processos CNPq – Nº 420617/2016-7 e PNE-0112-00026.01.00/16, respectivamente.

Agradeço aos ex-presidentes Luís Inácio Lula da Silva e à presidenta Dilma Vana Rousseff pelas políticas públicas de incentivo à educação, que criaram condições para o filho de um pequeno agricultor nordestino como eu, ter o título de Doutor em umas das melhores Universidades do Brasil e do mundo.

Agradeço imensamente aos meus professores e minhas professoras do curso de

Licenciatura Plena em Ciências Biológicas da Universidade Estadual do Ceará – UECE, campus da Faculdade de Educação de Itapipoca – FACEDI, pelos ensinamentos que alicerçaram minha carreira na pós-graduação, no magistério e na vida. Aos meus professores e minhas professoras do Ensino Médio, no colégio Joaquim Magalhães e aos professores(as) do Ensino Fundamental, na EEB Pedro Pereira, meus sinceros agradecimentos.

Aos amigos e colegas de FACEDI, agradeço em especial ao Evaldo Carlos, Tiago Sousa, Jéssika Melgaço, Elizabete Sousa, Nirla Barbosa, Antônio Carlos, Alexsandra Araújo, Deborah Praciano e Ricardo Douglas.

Aos meus pais, Miguel Pires e Conceição Teixeira, agradeço pelo consentimento da vida, pelos ensinamentos e apoio nas minhas tomadas de decisões. Obrigado por me permitirem acesso aos estudos que vocês não tiveram em meio à luta braçal da vida no campo. Tenho muito orgulho de tê-los como meus pais!

À minha filha, Ana Julya Teixeira, que me instiga a ser melhor a cada dia e me faz o pai mais feliz do mundo!

À minha esposa, Elissângela Teixeira, que me acompanha nesta luta desde a graduação e tem me ajudando a romper as fronteiras da vida.

Aos meus(as) irmãos(ãs): Francisca Teixeira, Antônio Teixeira, Marilene Teixeira, Chagas Teixeira, Marcilene Teixeira e Mikelly Teixeira pelo apoio incondicional ao longo desta caminhada.

Aos meus sobrinhos e sobrinhas Sarah Vitória, Sayonara Milene, Alfredo Bezerra, Samuel Jonatas, David Lucas, Maria Valentina, Antônio Emanuel e Lara Teixeira.

Aos meus avós (*In Memoriam*) em especial José Teixeira Pires por me despertar o interesse em Biologia.

Aos familiares e amigos, que contribuíram de forma direta ou indireta com a minha formação acadêmica, mas não estão nesta lista, sintam-se abraçados e saibam que estarão eternizados no meu coração. Muito obrigado!

“Se eu vi mais longe, foi por estar sobre ombros de gigantes.” (Isaac Newton).

RESUMO

Rios intermitentes e riachos efêmeros representam mais da metade da rede global e estão presentes em todos os continentes. No Brasil, esses rios são predominantes na região semiárida sob domínio da Caatinga, embora estejam presentes em todos os biomas brasileiros. Os estudos sobre ecologia de rios intermitentes aumentaram expressivamente nas últimas décadas, mas as políticas de proteção escassas os tornam ecossistemas altamente ameaçados. Esses ambientes são dinâmicos, pois formam poças que são manchas de habitats durante o período da seca, formando assim um cenário ideal para o estudo de ecologia de metacomunidades. O arcabouço teórico sobre metacomunidades aumentou significativamente nas últimas décadas, no entanto, estudos sobre a dinâmica temporal dessas comunidades ainda são incipientes. A dinâmica espacial e temporal das metacomunidades e seus mecanismos geradores nos rios intermitentes permanecem pouco explorados. Compreender a variação espacial e temporal dos padrões de estrutura de metacomunidades em sistemas altamente dinâmicos (*e.g.* rios intermitentes), amplia nosso entendimento sobre a resposta das espécies aos gradientes ambientais possibilitando identificar os mecanismos e processos subjacentes à montagem destas metacomunidades. Diante do exposto, dividimos esta tese em dois capítulos: no capítulo I fizemos uma revisão sobre os rios intermitentes e riachos efêmeros e discutimos a distribuição global, padrões de fluxos, ecologia e políticas conservação enfatizando os rios do semiárido brasileiro; no capítulo II combinamos a abordagem de Elementos de Estrutura de Metacomunidades (EEM) e particionamento de variância (pRDA) para identificar as relações entre os efeitos do ambiente e do espaço sobre a estrutura de metacomunidades de peixes. Encontramos três tipos de estruturas de metacomunidades (aninhada, randômica e quase-aninhada) ao longo das fases seca, cheia e reenchimento. Verificamos que os fatores ambientais (*e.g.* volume, temperatura, oxigênio dissolvidos, pH e diversidade de mesohabitat) são preponderantes na determinação da estrutura de metacomunidade de peixes. As estruturas aninhadas são melhor ajustadas durante a fase de seca, enquanto a distribuição randômica é mais comum nas fases de cheia e reenchimento dos rios. Nossos resultados sugerem que a estrutura da metacomunidade de peixes foi melhor explicada, respectivamente, pelos fatores ambientais e espaciais durante a seca e cheia do rio. Os resultados obtidos pelo método NODF (Nesting metric based on Overlay and Descending Fill) confirmam o forte aninhamento temporal das metacomunidades de peixes em diferentes fases do ciclo hidrológico do rio.

Palavras-chave: elementos de estrutura de metacomunidades; assembleia de peixes; Caatinga.

ABSTRACT

Intermittent rivers and ephemeral streams represent over half the global stream network and are present on all continents. In Brazil, these rivers are predominant in the semiarid region dominated by the Caatinga, although they are present on a smaller scale in all Brazilian biomes. The ecology of intermittent rivers has progressed significantly in the last two decades, but protection policies are still flawed, leading these rivers to be among the most threatened biodiversity hotspots in the world. The formation of patches of habitats during the natural cycles of drought and flood make them natural laboratories for studying metacommunity ecology. The ecology of metacommunities has progressed a lot in recent decades, but studies on the analysis of the temporal dynamics of metacommunities are incipient. The spatial and temporal dynamics of metacommunities and their generating mechanisms in intermittent rivers remain little explored. Understanding the spatial and temporal variation of metacommunity structure patterns in highly dynamic systems (e.g., intermittent rivers) broadens our understanding of species response to environmental gradients, making it possible to identify the mechanisms and processes underlying the assembly of these metacommunities. In view of the above, we divided this thesis into two chapters: in chapter I we reviewed intermittent rivers and ephemeral streams and discussed the global distribution, flow patterns, ecology and conservation policies emphasizing the rivers of the Brazilian semiarid region, in chapter II we combined the Metacommunity Structure Elements (EEM) and partitioning of variance (pRDA) approach, to identify the relationships between the effects of environment and space on the structure of fish metacommunities. We found three types of metacommunity structures (nested, random and quasi-nested) along of the dry, wet and re-wetting phases. We observed that environmental factors (e.g., volume, temperature, dissolved oxygen, pH and mesohabitat diversity) are preponderant in determining the metacommunity structure of fish. The nested structures are best-fit structure during the dry phase, while the random distribution is more common in the dry and wet phases of the rivers. Our results suggest that the structure of the fish metacommunity was better explained, respectively, by environmental and spatial factors during the dry and wet of the river. The results obtained by the NODF method (Nestedness metric based on Overlap and Decreasing fill) confirm the strong temporal nesting of fish metacommunities in different phases of the river hydrological cycle.

Keywords: elements of metacommunity structure; fish assembly; Caatinga.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Fases hidrológica de um rio intermitente do semiárido brasileiro (rio Cruxati, Itapipoca, Ce) **a** - reenchimento, **b** - cheia, **c** –seca 25
- Figura 2 – Mapa da área de estudo com localização dos trechos amostrados no rio Cruxati, Ceará, Brasil 47
- Figura 3 – Delineamento amostral e análise de dados para determinação da estrutura de metacomunidades de peixes e seus mecanismos subjacentes em um rio intermitente do semiárido brasileiro (Rio Cruxati, Ceará, Brasil). Adaptado Gonçalves-Silva et al. (2022) 51
- Figura 4 – Padrões de estrutura das metacomunidades de peixes obtidos através da análise de NODF. Aqui estão inclusos o conjunto nativo de espécies (removendo espécies raras e exóticas). Espécies estão em y e os habitats em x. A = Fase de cheia, B = fase de seca e C= fase de reenchimento 54
- Figura 5 – Contribuição dos preditores ambientais e espaciais sobre a estruturação da metacomunidade. **(a)** = conjunto total de espécies (nativas, exóticas e raras), **(b)** = conjunto nativo de espécies *Nota*: [E] = fração de variação explicada unicamente pelo Ambiente, [S] = fração de variação explicada unicamente pelo espaço [E | S] = fração comum da variação compartilhada pelo ambiente e espaço, e [R] = variação residual 59
- Figura 6 – Dinâmica de seca e cheia rio Cruxati ao longo de um ciclo hidrológico. *Nota*: A, fluxo superficial contínuo, B, poça recém-formada ~ um mês após desconexão dos fluxos, C, três meses após desconexão dos fluxos e D, poça seis meses após a desconexão dos fluxos 62

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Modelos de metacomunidade inferidos pelos elementos de estrutura de metacomunidades (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010) 17
- Tabela s1 – Exemplos de definições de diferentes tipos de rios intermitentes e riachos efêmeros 38
- CAPÍTULO 2
- Tabela 1 – Resultado das análises dos EEM do conjunto total de espécies (incluindo espécies nativas, raras, exóticas com abundância >5%) para cada fase amostrada 56
- Tabela 2 – Resultado das análises dos EEM em níveis de assembleias nativas (incluindo apenas espécies nativa e com abundância relativa 5%) 57
- Tabela 3 – Resultados do particionamento de variância do conjunto total de espécies (incluindo espécies nativas, raras, exóticas com abundância >5%) mostrando a variação explicada (R^2 ajustado) dos padrões de estruturas de meta comunidades de peixes para cada grupo de variáveis. [A] corresponde às variáveis ambientais, [E] corresponde às variáveis espaciais, [A | E] corresponde à combinação das variáveis ambientais e espaciais e R corresponde ao resíduo 58
- Tabela 4 – Resultados do particionamento de variância do conjunto nativo de espécies (incluindo apenas espécies nativa e com abundância relativa 5%) mostrando a variação explicada (R^2 ajustado) dos padrões de estruturas de meta comunidades de peixes para cada grupo de variáveis. [A] corresponde às variáveis ambientais, [E] corresponde às variáveis espaciais, [A | E] corresponde à combinação das variáveis ambientais e espaciais e R corresponde ao resíduo 58

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Abs	Ausências Embutidas (do inglês: <i>Embedded Absences</i>)
APP	Área de Preservação Permanente
ADC	Ação Declaratória de Constitucionalidade
ADI	Ação Declaratória de Inconstitucionalidade
AEMs	Mapas de Vetores Próprios Assimétricos (do inglês: <i>Asymmetric Eigenvector Maps</i>)
CoA	Análise de Correspondência (do inglês: <i>Correspondence Analysis</i>)
CPD	Domínio Fitogeográfico da Caatinga (do inglês: <i>Caatinga Phytogeographic Domain</i>)
EEM	Elemento de Estrutura de Metacomunidade
IRE	Do inglês: <i>Intermittent River and Ephemeral Stream</i>
m	Metro
MEM	Mapa de Autovetores vetor próprio de Moran (do inglês: <i>Moran's Eigenvector Map</i>)
mg/L	Miligramas por Litro
mS/cm	Milisiemens por Centímetro
NEMO	Nordeste Médio Oriental
NCF	Novo Código Florestal
pH	Potencial de Hidrogênio
ppm	Partes por Milhão
pRDA	Análise de Particionamento de Variância (do inglês: <i>partial redundancy analysis</i>)
RDA	Análise de Redundância (do inglês: <i>Redundancy Analysis</i>)
SD	Desvio Padrão (do inglês: <i>standard deviation</i>)
STF	Supremo Tribunal Federal
UNT	Unidade Nefelométrica de Turbidez (do inglês: <i>Nephelometric Turbidity Unit</i>)
VIF	Fator de Inflação da Variância (do inglês: <i>Variance Inflation Factor</i>)

LISTA DE SÍMBOLOS

°C	Grau Celsius
%	Porcentagem

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	14
2	CAPÍTULO 1 - RIOS E RIACHOS INTERMITENTES: UMA ÊNFASE AOS RIOS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO	19
2.1	Introdução	21
2.1.1	<i>O conceito de rios e riachos intermitentes</i>	22
2.1.2	<i>Distribuição global dos rios intermitentes</i>	23
2.1.3	<i>Rios intermitentes do semiárido brasileiro</i>	24
2.1.4	<i>Rios intermitentes: ecologia, avanços e perspectivas</i>	26
2.1.5	<i>Ecologia dos rios do semiárido brasileiro</i>	28
2.1.6	<i>Políticas de proteção dos rios intermitentes</i>	29
2.2	CONCLUSÃO	31
3	CAPÍTULO 2 - VARIAÇÃO TEMPORAL NA ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE DE PEIXES EM UM RIO INTERMITENTE DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO	40
3.1	INTRODUÇÃO	42
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS	46
3.2.1	Área de estudo	47
3.2.2	Desenho amostral	48
3.2.3	Variáveis preditoras	48
3.2.4	Análise de dados	49
3.2.5	Elementos de estrutura de metacomunidades	49
3.2.6	Aninhamento	52
3.2.7	Particionamento de variância	52
3.3	RESULTADOS	53
3.3.1	Elementos da estrutura de metacomunidade	53
3.3.2	Aninhamento	54
3.3.3	Determinantes da estrutura de metacomunidade	54
3.4	DISCUSSÃO	59
3.5	MATERIAL SUPLEMENTAR	65
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	79
	REFERÊNCIAS	80

1 INTRODUÇÃO GERAL

Mais da metade da rede fluvial global é composta por rios e riachos que, naturalmente, deixam de fluir ou permanecem completamente secos em vários momentos e trechos ao longo do curso (DATRY et al., 2014; DATRY et al., 2016a). Estes rios e riachos são amplamente distribuídos e estão presentes em todos os continentes, desde as regiões quentes como o semiárido brasileiro, África subsaariana, até as regiões frias no Norte da Europa (MALTCHICK; MEDEIROS, 2006; ACUÑA et al., 2014; DATRY et al., 2017). Embora sejam mais comuns nas regiões áridas, semiáridas e mediterrâneas, os rios intermitentes também podem ser encontrados em regiões húmidas, e.g., Amazônia (RAYMOND et al., 2013) e Pantanal (NUNES da CUNHA; JUNK 2011).

A desconexão dos fluxos em sistemas intermitentes pode ser provocada por diferentes fatores naturais (e.g. infiltração através de leitos porosos, evapotranspiração, mudanças descendentes nos lençóis freáticos, queda de encostas e congelamento) ou antropogênicos (e.g. barramento para captação de água, produção de energia hidrelétrica, aporte de esgotos e transposições) (LARNED et al., 2010; DATRY et al., 2016a). O complexo ciclo de expansão e contração de fluxos faz com que estes rios e riachos recebam diferentes denominações (e.g. efêmeros, temporários, sazonais, episódicos) a depender da região, características físicas do canal e/ou precipitações pluviométricas (ARTHINGTON; BERNARDO; ILHÉU, 2014). Desta forma, não há um conceito geral que englobe toda esta complexidade de sistemas. Em resposta a esta confusão conceitual, estudos recentes têm adotado os termos rios intermitentes e riachos efêmeros para referir-se a todos os cursos de água em canal definido que deixe de fluir em algum ponto no tempo e no espaço (DATRY; BONADA; BOULTON, 2017). Para simplificar os termos, aqui nos referimos a todos os corpos d'água descritos acima como rios intermitentes, mas disponibilizamos no Material Suplementar (Tabela S1) uma visão detalhada dos principais conceitos de rios intermitentes.

Por muito tempo, os rios intermitentes configuraram como uma subclasse de rios menos importante com baixo valor para sociedade e para biodiversidade, entretanto, pesquisas recentes vêm mostrando que estes rios sustentam uma rica biodiversidade, além de fornecer bens e serviços ecossistêmicos valiosos à humanidade (BOULTON, 2014; DATRY et al., 2016a; SORIA et al., 2017). O interesse de cientistas e gestores fluviais pelos rios intermitentes vem ganhando destaque central na ecologia de água doce (DATRY et al., 2016a; DATRY et al., 2018). O número de pesquisas ecológicas com enfoque em rios intermitentes cresceu consideravelmente nas duas últimas décadas. Em 1991 foram publicados em média

cinco artigos por ano focando em rios intermitentes; em 2011 esta média passou para 20 a 25 artigos (DATRY et al., 2011); em 2015, o número de publicações relacionadas a rios intermitentes passou de 500 (DATRY et al., 2016; LEIGH et al., 2016). Parte considerável da crescente consideração dos rios intermitentes em pesquisa, gestão e política é impulsionada pelas mudanças observadas e projetadas nos regimes de fluxo de perene para intermitente associadas a mudanças no uso da terra e da água e no clima, sobrepostos à alta incidência de intermitência natural (LEIGH et al., 2016).

Enquanto a compreensão e o reconhecimento da importância dos rios intermitentes crescem no mundo, as práticas de gestão, políticas de proteção e legislação permanecem inertes, inadequadas ou inexistentes. No Brasil, a vulnerabilidade destes ecossistemas aumentou com a aprovação do Novo Código Florestal (Lei Nº 12.722 de 2012). Pela nova lei, as Áreas de Preservação Permanentes (APPs) das faixas marginais dos cursos de rios passou a ser delimitadas a partir da borda da calha do leito regular enquanto a extensão das APPs foi vinculada ao tamanho da propriedade. Outro agravante foi a remoção da classificação de APP para os rios efêmeros. A remoção desta vegetação pode acarrear numa série de efeitos negativos, como aumento da temperatura da água, redução do fluxo, perda de biodiversidade, alteração do metabolismo e ciclo de vidas dos organismos aquáticos (MAGALHÃES et al., 2012).

Mesmo com a maior atenção dada aos rios intermitentes nos últimos anos, a resposta das comunidades bióticas aos ciclos de expansão e contração dos fluxos ainda são mal compreendidas (VARDAKA et al., 2020). A dinâmica de conectividade de fluxos torna estes rios ideais para estudo de ecologia de metacomunidades (DATRY et al., 2016). Apesar dos estudos de metacomunidade em rios intermitentes estarem progredindo rapidamente, a dinâmica temporal das metacomunidades e seus mecanismos geradores permanecem pouco explorados (DATRY et al., 2017). A compreensão sobre a dinâmica de metacomunidades tem implicações para a gestão e conservação dos rios, podendo ser usada para definir condições de referência e prever áreas prioritárias para conservação e trajetórias de restauração (DATRY et al., 2017).

O termo metacomunidade foi proposto por HANSKI; GILPIN (1991) a partir do estudo da teoria de metapopulações de LEVINS (1969). Este conceito foi pouco utilizado entre as décadas de 1990 e 2000 (WILSON, 1992). As principais alterações conceituais em metacomunidades surgiram a partir de meados da década de 2000, com alterações propostas por HUBBELL (2001), LEIBOLD; MIKKELSON, (2002) e LEIBOLD et al., (2004). A ecologia metacomunidades passou a ganhar notoriedade a partir de 2004, quando

LEIBOLD et al., (2004) sintetizou os avanços em estudo de metacomunidades até então e definiram metacomunidades como um conjunto de comunidades locais que são conectadas a partir da dispersão de múltiplas espécies potencialmente interativas (e.g. BRAGA et al., 2017).

Estudos empíricos sobre metacomunidades se desenvolveram a partir de duas abordagens distintas. A primeira se baseia em quatro mecanismos propostos para explicar a estruturação da diversidade de espécies nas metacomunidades: dinâmica de manchas (*patch dynamics*), seleção de espécies (*species sorting*), efeito de massa (*mass effects*) e neutralidade (*neutrality*) (LEIBOLD et al., 2004; COTTENIE, 2005). Estes mecanismos descrevem como os processos de especiação, extinção, dispersão e competição promovem e estruturam espacialmente a diversidade biológica das metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004). A segunda abordagem, por outro lado, se baseia nos padrões de distribuição das espécies ao longo de um gradiente ambiental determinado pela análise de três elementos da estrutura de metacomunidades (EEM): coerência (*coherence*), a substituição (*turnover*) e coincidência de limites (*boundary clumping*) (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002).

A partir da análise dos EEM, é possível classificar a distribuição espacial das espécies em seis padrões previamente idealizados (ver Tabela 1). PRESLEY et al., (2010) promoveram alterações na interpretação da análise dos EEM para incluir estruturas alternativas (quase-estruturas) às comunidades a partir das seis estruturas preexistentes. Estas quase-estruturas incluem as metacomunidades coerentes e com turnover não significativos. A partir da modificação de PRESLEY et al., (2010) é possível classificar a organização das metacomunidades em até 10 tipos de estruturas de metacomunidades (as seis estruturas preexistentes mais quatro quase-estruturas).

Tabela 1. Modelos de metacomunidade inferidos pelos elementos de estrutura de metacomunidades (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010).

Tipos de padrões de estrutura de metacomunidades	Descrição dos padrões
Clementsiana (<i>Clementsian</i>)	Grupos de espécies da comunidade têm as mesmas necessidades de recursos e condições quando ocorrem juntas e são interdependentes. Conjuntos de espécies respondem da mesma forma a diferentes conjuntos de recursos (CLEMENTS, 1916).
Gleasoniana (<i>Gleasonian</i>)	As espécies têm distribuição independente, onde o fato de ocorrerem juntas é uma coincidência das necessidades e das condições que favorecem essas espécies (GLEASOM, 1926).
Tabuleiro de xadrez (<i>Checkerboard</i>)	A metacomunidade é composta de pares de espécies mutuamente excludentes que ocorrem independente umas das outras (DIAMOND, 1970).
Randômica (<i>Random</i>)	Espécies são distribuídas aleatoriamente na metacomunidade indicando que sua distribuição não responde a um gradiente ambiental (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; LEIBOLD; MIKKELSON, 2002).
Igualmente espaçada (<i>Evenly-spaced</i>)	As espécies são distribuídas com espaçamentos iguais ao longo de gradientes ambientais mais frequentemente do que o esperado pelo acaso (TILMAN,1981).
Aninhada (<i>Nestedness</i>)	Em uma metacomunidade estruturalmente aninhada, as comunidades pobres em espécies constituem subconjuntos aninhados daquelas mais ricas em espécies (PATTERSON; ATMAR, 1986).

Os estudos sobre os padrões de distribuição de espécies têm avançado nos últimos anos. Atualmente, cada um desses padrões pode ser facilmente calculado por meio de pacotes estatísticos específicos (e.g., metacom) no R (DALLAS, 2014, BRAGA et al., 2017). Embora muitos estudos tenham avaliado alguns desses padrões de distribuição, e.g., aninhamento, (WRIGHT et al., 1998; MATTHEWS et al., 2015) ou gradientes Clementsianos, (HOAGLAND; COLLINS, 1997), poucos estudos testaram os múltiplos padrões simultaneamente (e.g., HENRIQUE-SILVA et al, 2012; EROS et al., 2014). A comparação simultânea de múltiplas estruturas por meio dos EEM é uma abordagem promissora porque permite caracterizar padrões de metacomunidades em diferentes táxons e/ou regiões auxiliando na busca por regras gerais que determinam a estrutura de metacomunidades no espaço e no tempo (HENRIQUE-SILVA et al., 2012). Embora seja uma ideia promissora, poucos trabalhos testaram a variação espaço-temporal dos padrões de estrutura de metacomunidades em sistemas intermitentes tropicais. Sistemas como os rios do semiárido brasileiro representam um cenário promissor ao teste dessas hipóteses, pois há uma dinâmica de seca e cheia ao longo do ciclo hidrológico (MALTCHIK; MEDEIROS, 2006) que afeta a estrutura das comunidades.

Diante do exposto, o objetivo geral desta tese é compreender a dinâmica espacial e temporal da estrutura de metacomunidades de peixes de rios intermitentes durante as diferentes fases hidrológicas dos rios da Bacia do Rio Mundaú, Ceará.

Capítulo 1 - Rios e riachos intermitentes: uma ênfase aos rios do semiárido brasileiro. O objetivo deste capítulo foi fazer uma revisão sobre os rios intermitentes e riachos efêmeros. Para isso, usamos uma linguagem simples com intuito de divulgar essas informações para órgãos governamentais, gestores e cidadãos que tenham interesse nessa temática.

Capítulo 2 - Variação temporal na estrutura de metacomunidade de peixes em um rio intermitente do semiárido brasileiro. O objetivo deste estudo foi detectar os padrões de estrutura de metacomunidades nas diferentes fases hidrológicas e compreender o papel do ambiente e do espaço na estruturação da metacomunidades de peixes da Bacia do Rio Mundaú. CE.

2

- CAPÍTULO 1-
RIOS E RIACHOS INTERMITENTES: UMA ÊNFASE AOS RIOS DO
SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Capítulo apresentado na forma de artigo segundo as normas da revista *Biota Neotropica* (ISSN: 1676-0611, Fator de Impacto: 1.404).

RIOS E RIACHOS INTERMITENTES: UMA ÊNFASE AOS RIOS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Resumo: Os rios intermitentes e riachos efêmeros ocupam mais da metade da extensão da rede fluvial global. Esses corpos d'água estão presentes em todos os continentes e vêm aumentando em número e extensão em resposta às mudanças climáticas e ações antrópicas. Os rios e riachos sustentam uma rica biodiversidade e mantêm importantes processos ecológicos. Embora os estudos sobre rios intermitentes tenham aumentado nos últimos anos, a compreensão sobre a estrutura e funcionamento destes sistemas altamente dinâmicos constitui um desafio para a ecologia de água doce. Historicamente, esses corpos de água têm sido negligenciados nos programas de conservação de sistemas de água doce. Nesse estudo, apresentamos uma visão geral sobre os rios intermitentes e riachos efêmeros, incluindo uma abordagem conceitual, com informações sobre distribuição, expansão, ecologia e políticas de conservação. Apresentamos, ainda, os principais avanços e perspectivas sobre a pesquisa e importância desses corpos d'água de âmbito nacional e internacional.

Palavras-chave: mosaicos de habitat; poças temporárias; rios do semiárido, Caatinga.

INTERMITTENT RIVERS AND STREAMS: AN EMPHASIS ON THE RIVERS OF THE BRAZILIAN SEMI-ARID

Abstract: Intermittent rivers and ephemeral streams occupy more than half of the length of the global river network. These bodies of water are present on all continents and are increasing in response to climate change and human actions. Rivers and streams support biodiversity and maintain important ecological processes. Although studies on intermittent rivers have increased in recent years, understanding of the structure and systems works for a constitutive ecology of a freshwater challenge. Historically, freshwater bodies have been neglected, configured in freshwater bodies, configured as a set of freshwater systems of greater biodiversity, all freshwater systems in the world. In this study, we present an overview of intermittent rivers and ephemeral streams, including a conceptual approach, with information on distribution, expansion, ecology, and conservation policies. We also present the main advances and perspectives on research and water bodies at a national and international level.

Keywords: semi-arid rivers, temporary pools, flow interruption, habitat mosaics, Caatinga.

2.1 INTRODUÇÃO

Mais da metade da rede fluvial global é composta por rios e riachos que deixam de fluir em algum ponto ao longo do seu curso no tempo ou no espaço (Acuña *et al.* 2014, Datry *et al.* 2017). Esses corpos de água, genericamente chamados de rios ou riachos intermitentes (embora esta nomenclatura seja um pouco confusa), estão presentes em todos os continentes, sendo predominantes nas regiões áridas, semiáridas e mediterrâneas da terra (Datry *et al.* 2014). No Brasil, os rios e riachos intermitentes são predominantes na região semiárida do Nordeste, mas também são encontrados em todas as regiões (Maltchik & Medeiros 2006). O número, frequência e a duração da intermitência dos fluxos tendem a aumentar em resposta aos avanços das mudanças climáticas e ações antropogênicas no uso da água e da terra (Datry *et al.* 2014). Desta forma, rios atualmente perenes podem tornar-se intermitentes no futuro próximo.

Historicamente, os rios não perenes têm sido negligenciados em pesquisas e estudos (e.g. pouca atenção a estes corpos d'água nas disciplinas dos cursos de graduação) e, por consequência, os desenvolvimentos conceituais na pesquisa de rios foram gerados a partir e para sistemas fluviais perenes, sendo pouco aplicáveis aos sistemas intermitentes (Datry *et al.* 2014, 2016). Entretanto, a pesquisa sobre rios intermitentes tem progredido nas duas últimas décadas, impulsionado por crescentes problemas de escassez de água, efeitos das mudanças climáticas e pelo reconhecimento de sua importância na rede fluvial global (Datry *et al.* 2011). Este cenário tem impulsionado as pesquisas para compreender a estrutura e o funcionamento desses sistemas e os esforços para considerá-los em programas de monitoramento e gestão de ambientes aquáticos (Datry *et al.* 2011, 2016, Terra, *et al.* 2021).

Mesmo diante dos avanços recentes, muitas questões sobre sua complexa dinâmica hidrológica, padrões e processos ecológicos e políticas de conservação são pouco desenvolvidas. O próprio conceito de rios intermitentes ainda é um pouco confuso (Datry *et al.* 2014, Datry, Bonada & Boulton 2017). Estas questões são maximizadas quando tratamos dos rios e riachos intermitentes do semiárido brasileiro (Maltchik & Medeiros 2006, Terra *et al.* 2021) face às suas singularidades frente aos outros rios de regiões áridas e semiárido além de estarem inseridos numa região cujo clima é altamente complexo devido ao sistema de circulação atmosférica e localização nos trópicos (Nimer 1997).

Este artigo objetiva aprofundar e sintetizar o conhecimento sobre rios e rios intermitentes, com ênfase aos rios do semiárido brasileiros. Aqui, apresentamos uma visão geral sobre as definições de rios e riachos intermitentes. Traçamos uma abordagem histórica e conceitual, discutimos a distribuição global, o aumento espacial e temporal de intermitência

dos fluxos. Além disso, destacamos aspectos da ecologia, políticas de conservação e perspectivas futuras para pesquisas científicas nestes corpos d'água. Para cada uma destas foi dado ênfase aos rios do semiárido brasileiro.

2.1.1 O conceito de rios e riachos intermitentes

O termo rio e/ou riacho intermitente tem sido usado de forma genérica para se referir a cursos de água corrente movidos pela gravidade dentro de um canal definido que cessa o fluxo periodicamente. Embora os rios sejam maiores que os riachos, esta diferença não é baseada em tamanhos e profundidades fixas (Datray, Bonada & Boulton 2017). Muitos cursos d'água intermitentes secam por períodos distintos ao longo dos anos, levando a variações entre diferentes categorias dentro de um único curso d'água. Em anos secos, rios intermitentes podem não manter fluxo superficial detectável, sustentando apenas poças de água isoladas ao longo do leito seco, mesmo assim, podem manter o fluxo de água abaixo da superfície (Datry *et al.* 2014, Zimmer & Mcglynn 2017). Esta característica torna ainda mais complexa a classificação destes corpos d'água.

Historicamente, rios e riachos não perenes têm sofrido uma série de tentativas de classificação, *e.g.* efêmeros, episódicos, temporários, intermitentes, sazonais, interrompidos e rios de sequeiro (*e.g.* Williams 2006, Arthington, Bernardo & Ilhéu 2014, Datray, Bonada & Boulton 2017). No entanto, não há um consenso global nem uma definição única que englobe todos estes corpos d'água, especialmente devido às altas variações espaciais e temporais nos padrões de fluxos, na morfologia do canal, precipitações pluviométricas e ações antropogênicas que afetam sua dinâmica hidrológica (Datry *et al.* 2017). Diante disso, um consenso global sobre os conceitos de rios intermitentes permanece indefinido e, provavelmente, continuará assim por muito tempo (Datry *et al.* 2014).

Um quadro conceitual detalhado, que resume as principais tentativas de classificar e conceituar os rios e riachos não perenes foi apresentado no livro “Intermittent Rivers and Ephemeral Streams Ecology and Management” de Datry, Bonada & Boulton (2017). Neste livro, os autores utilizaram os termos rios intermitentes e riachos efêmeros e adotaram o acrônimo “IRES” (do inglês: *intermittent rivers and ephemeral streams*), para se referir a todos os cursos d'água com canal definido, cujos fluxos são interrompidos em algum ponto no tempo e no espaço, seja por causas naturais ou resultantes de ações antropogênicas. A partir de então, o acrônimo “IRES” tem sido amplamente utilizado na literatura para referir-se a todos os corpos d'água não perenes (*e.g.* Datry *et al.* 2017, 2018, 2019, Schiller *et al.* 2019, Shumilov *et al.* 2019, Allen *et al.* 2020).

Neste artigo, apresentamos a tradução livre do quadro conceitual sobre rios não perenes (ver Material Suplementar Tabela S1) disponível em Datry, Bonada & Boulton (2017). Entretanto, para simplificar os termos, evitamos as discussões conceituais e, aqui, nos referimos a todos os corpos d'água supracitados bem como aqueles descritos no Material Suplementar (Tabela S1) como rios intermitentes. Esperamos que o uso de conceitos mais simples facilite a compreensão e amplie interesse dos leitores pelos rios intermitentes.

2.1.2 Distribuição global dos rios intermitentes

Os rios intermitentes estão presentes em todos os continentes, desde as regiões quentes às regiões extremamente frias, predominando nas regiões áridas, semiáridas e mediterrâneas (Larned *et al.* 2010, Acuña *et al.* 2014, Datry, Bonada & Boulton 2017). Atualmente, mais da metade da rede fluvial global é composta por rios intermitentes e riachos intermitentes (Datry *et al.* 2014, 2017). Estes rios são os corpos d'água mais presentes na Austrália onde cerca de 70% dos rios são naturalmente intermitentes (Sheldon *et al.* 2010), nos EUA, compreendendo cerca de 59% da rede fluvial (Nadeau & Rains 2007), na França, onde entre 25 e 40% da extensão total dos rios são intermitentes (Datry, Larned & Tockner 2014) e na África do Sul, onde compõem mais de 50% da rede fluvial (Larned *et al.* 2010). Os rios intermitentes compõem a maior parte da rede fluvial alpina do ártico e antártico, além de predominarem nas regiões úmidas que ocorrem da Antártida à Amazônia (Raymond *et al.* 2013). No Brasil, a maior parte dos rios intermitentes estão concentrados na região semiárida do Nordeste sob domínio da Caatinga (Maltchik & Medeiros 2006). Esta região abrange 18% do total da área que corresponde às bacias hidrográficas brasileiras (Sudene 2020). No Brasil, os sistemas intermitentes também estão presentes na Amazônia (Renner *et al.* 2017), no Cerrado (Junior 2012), Pantanal (Nunes da Cunha & Junk 2009), Mata Atlântica (Perez *et al.* 2020) e nos Pampas gaúcho (Stegmann *et al.* 2019).

A proporção de rios intermitentes na rede fluvial global pode ser muito maior do que está documentada, dado que essas estimativas não incluem riachos de baixa ordem/cabeceira, devido à dificuldade de detecção pelo uso de imagens aéreas e de satélites (Datry, Larned & Tockner 2014). Além disso, em alguns continentes como África e Ásia, estes corpos d'água são mal documentados, embora atualmente haja grandes esforços colaborativos para ampliar sua detecção e compreensão (Datry *et al.* 2016b).

Os rios intermitentes tendem a aumentar em número, extensão e na frequência de intermitência dos fluxos em resposta às mudanças climáticas e aos crescentes impactos negativos de ações antrópicas (Acuña *et al.* 2014, Datry, Larned & Tockner 2014, Jaeger,

Olden & Pelland 2014). Nos últimos anos, grandes rios perenes, *e.g.*, Rio Amarelo (China), Rio Colorado (EUA) e Rio Nilo (Egito) (Gleick 2003, Changming & Shifeng 2002) estão se tornando intermitentes. O Rio São Francisco, no Brasil, teve sua vazão diminuída drasticamente nos últimos anos, conforme aponta o Relatório Conjunto do Recursos Hídricos (Ana 2019). Desta forma, a intermitência dos fluxos pode ser o futuro de muitos rios perenes. Por outro lado, rios naturalmente intermitentes estão sendo perenizados através de barramentos, transposições e efluentes de estações de tratamento de águas residuais promovendo alterações no regime natural de fluxos (Chiu *et al.* 2017).

2.1.3 Rios intermitentes do semiárido brasileiro

As bacias de drenagem do semiárido brasileiro estão inseridas dentro do complexo vegetacional da Caatinga, envoltas por vegetação xerófila e arbustiva-arbórea, predominante no semiárido do Brasil (Leal *et al.* 2005). O clima do semiárido brasileiro é um dos mais complexos do mundo, devido ao seu sistema de circulação atmosférica e localização nos trópicos (Nimer 1977). Esta região é caracterizada pela baixa amplitude térmica (~25 – 30°C), altas taxas de evaporação (2000 mm ano⁻¹) e baixos índices pluviométricos (800 mm ano⁻¹) resultando em elevado déficit hídrico (Silva *et al.* 2010). Por isso, os rios intermitentes da região diferem dos rios de outras regiões áridas e semiáridas do mundo: possuem cursos secos sem meandros e pouca área das várzeas e, como desaguam diretamente no oceano, possuem baixa salinidade natural exceto em algumas pequenas áreas de solos levemente salinos e alguns pequenos riachos salobros (Ab'Saber, 1995, Maltchik & Medeiros 2006).

A principal característica hidrológica dos rios do semiárido brasileiro é o regime irregular dos fluxos (Maltchik & Medeiros 2006). Em resposta às condições naturais da região, mesmo rios de maior porte apresentem regime intermitente na maior parte do seu curso, exceto nas cabeceiras e regiões de baixo curso sob influência das marés (Rosa *et al.* 2003). As bacias de drenagem desta região são constituídas por redes dendríticas que, na maior parte do ano, formam um conjunto de cursos secos de areia, cascalhos, seixos e rochas com sequências ocasionais de poças efêmeras e temporárias espalhadas ao longo do leito seco (Maltchik & Medeiros 2006). Durante a desconexão dos fluxos, formam-se poças de diferentes tamanhos, algumas permanecem com água durante a estação seca, outras (a maioria) secam completamente. Ao final da estação seca, restam apenas algumas poças espalhadas ao longo do leito dos rios, que posteriormente se reconectam com o início das chuvas torrenciais no ciclo hidrológico seguinte em anos chuvosos (Medeiros & Maltchick 2001).

Os rios do semiárido brasileiro possuem dois extremos hidrológicos: a seca, marcada

pela ausência de fluxo superficial de água, e a cheia, marcada pela presença de fluxo superficial contínuo (Maltchik & Medeiros 2006). Durante os ciclos de seca e cheia, existem três fases hidrológicas bem definidas: (i) a fase de reenchimento (promovida pelas chuvas repentinas do início da estação chuvosa, Figura1a), (ii) a fase cheia (marcada pelas chuvas intensas e formação de fluxos superficial contínuo, Figura1b), (iii) a fase seca (marcada pelo fim da estação chuvosa e pela desconexão dos fluxos, formando cadeias de poças ao longo do leito seco, Figura 1c). A duração das fases hidrológicas varia de meses a semanas dependendo das precipitações pluviométricas, morfologia do canal, ordem dos rios e riachos e das condições climáticas. A fase de reenchimento é a mais curta, seguida pelas fases de cheia e, por fim, fase seca, que geralmente perdura na maior parte do ano. Esses padrões de fluxos são resultados de regimes pluviométricos altamente irregulares, solos rasos e pouco permeáveis, de modo que o acúmulo de água subterrânea exerce pouca influência sobre a manutenção dos fluxos superficiais (Medeiros & Maltchik 1999).

A intermitência dos fluxos é uma condição natural dos rios do semiárido brasileiro, entretanto, a instabilidade hidrológica vem sendo agravada nas últimas décadas. Além das mudanças climáticas e alterações no uso da terra, a expansão da intermitência destes rios é impulsionada pelos barramentos, promovidos principalmente para captação de água para abastecimento das cidades (Maltchik & Medeiros 2006). Adicionalmente, a matriz energética brasileira requer o barramento de rios para a produção de energia hidrelétrica, convertendo rios perenes em rios intermitentes. Por outro lado, barramentos e transposições (como a transposição do Rio São Francisco) convertem rios intermitentes em rios artificialmente perenes. O rio Jaguaribe, localizado no Nordeste brasileiro, por exemplo, perdeu o *status* de maior rio seco do mundo devido a barramentos para construção do Açude Castanhão, um dos maiores açudes da América Latina (Cogerh 2018).



Figura 1. Fases hidrológica de um rio intermitente do semiárido brasileiro (rio Cruxati, Itapipoca, Ce) **a** - reenchimento, **b** - cheia, **c** - seca.

2.1.4 Rios intermitentes: ecologia, avanços e perspectivas

Embora os rios intermitentes compreendam mais da metade da rede fluvial global, a ecologia de rios se desenvolveu a partir do estudo de rios perenes (Datry, Larned & Tockner 2014). Dentre os 18 principais modelos conceituais que sustentam a ecologia de rios, apenas três (conceito de corredor hiporreico, Stanford & Ward (1993), o modelo de ecossistema telescópico, Fisher *et al.* (1998) e o modelo de múltiplos papéis de água, Heffernan & Fisher (2013)) descrevem diretamente aspectos relevantes sobre ecologia de rios intermitentes (Allen *et al.* 2020). Estes modelos conceituais descrevem os principais impulsionadores de padrões e processos biogeoquímicos e ecológicos longitudinal (montante à jusante), lateral (canal à planície de inundação), vertical (superfície-subterrânea) e temporal (variação ao longo do tempo) em escalas locais e de paisagem (Allen *et al.* 2020). Desta forma, teorias ecológicas desenvolvidas a partir de rios perenes *e.g.* a teoria do rio contínuo (Vanotte *et al.* 1980), a descontinuidade serial (Ward & Stanford 1983) e a teoria de pulso de inundação (Junk *et al.* 1989) fornecem poucas informações sobre a ecologia de sistemas cuja descontinuidade longitudinal dos fluxos pode afetar a maior parte dos processos ecológicos (Datry, Larned & Tockner 2014). A variabilidade dos fluxos é um fator determinante de padrões e processos ecológicos nos rios intermitentes (Larned *et al.* 2010). Rios perenes possuem conexões laterais bidirecionais entre ecossistemas aquáticos e terrestres ao passo que nos rios intermitentes essa conexão é unidirecional na maior parte do tempo. Nos rios intermitentes, a seca promove a variação espacial e temporal dos fluxos assim como a inundação é considerada um processo temporal e espacialmente dinâmico em rios perenes (Allen *et al.* 2020). Estes aspectos evidenciam diferenças importantes na estrutura e funcionamento entre rios perenes e intermitentes.

Larned *et al.* (2010) descreveram três modelos conceituais que abordam padrões espaciais e temporais na biodiversidade e biogeoquímica de rios intermitentes. O primeiro modelo - conectividade hidrológica controla a dinâmica de metacomunidades e metaecossistemas - sugere que agregações de comunidades locais em corpos d'água isolados funcionam como metacomunidades. Para os autores, estas metacomunidades podem aninhar-se longitudinalmente devido às diferenças interespecíficas na dispersão e mortalidade. O segundo modelo - padrões de biodiversidade são influenciados pelos mosaicos de habitats aquáticos e terrestres - prevê que a biodiversidade em grande escala varia em função da dinâmica das manchas aquáticas e terrestres e das flutuações do nível da água. Desta forma, inicialmente a biodiversidade aumenta diretamente com o nível da água devido ao aumento de manchas aquáticas e diminui com o avanço da inundação dos canais e conexão das manchas

devido à homogeneização da comunidade e redução da diversidade do habitat. O terceiro modelo conceitual - rios intermitentes como reatores biogeoquímicos longitudinais - sugere que o avanço da água carrega solutos e matéria orgânica particulada à jusante, as subseqüentes diminuições de fluxo e secagem resultam na deposição do material transportado em reservas como as poças temporárias e topos de barrancos. De acordo com este modelo, processamento do material carregado é acelerado durante os períodos inundados e mais lento durante os períodos secos (Larned *et al.* 2010, Datry, Larned & Tockner 2014).

A visualização de rios intermitentes como mosaicos de habitats espacialmente complexos e temporalmente dinâmicos ampliou o entendimento e alavancou as pesquisas globais ligadas a estes ecossistemas (Datry *et al.* 2011, Datry, Fritz & Leigh 2016b). Os mosaicos de habitats lóticos, lênticos e terrestres são criados através de ciclos curtos de expansão e contração de fluxos influenciados pelas descargas superficiais e variações no nível das águas subterrâneas (Lake 2003, Larned *et al.* 2010). Os habitats lóticos são criados pela expansão e conexão dos fluxos criam enquanto a contração e desconexão criam habitats lênticos (sucessões longitudinais de poças desconectadas). Por outro lado, os espaços entre as poças e aqueles criados a partir da contração dos fluxos formam os habitats terrestres (Datry, Bonada & Heino 2016). Estes ciclos rápidos de expansão e contração de fluxos permitem a presença simultânea de múltiplas combinações de habitats lóticos, lênticos e terrestres na paisagem, distribuídos ao longo da extensão do leito dos rios mantendo uma rica biodiversidade e importantes processos ecológico (Larned *et al.* 2010, Datry, Larned & Tockner 2014). Os mosaicos de habitats dos rios intermitentes são ocupados por organismos aquáticos e terrestres cujas comunidades se alternam, coexistem e interagem (Stanley, Fisher & Grimm 1997, Datry, Bonada & Heino 2016). Com o desaparecimento dos fluxos, o leito seco dos rios, outrora ocupado por organismos aquáticos, passa a ser habitado por vegetação semiaquática e terrestre e por animais invertebrados e vertebrados (Datry, Arscott & Sabater 2011, Steward *et al.* 2011). A conectividade entre as manchas de habitats e os ecossistemas terrestres adjacentes permite intensas interações bióticas por meio dos canais de dispersão de espécies entre as manchas de habitats (Steward *et al.* 2011).

A ecologia de rios intermitentes vem ganhando espaço no cenário internacional como um campo multidisciplinar envolvendo ecologia da comunidade, biogeoquímica, hidrologia e o gerenciamento de rios (Larned *et al.* 2010, Datry *et al.* 2017). Atualmente há um corpo teórico sólido na ecologia de rios intermitentes, norteado pelos trabalhos no campo da ecologia (Datry *et al.* 2014, Stanley, Fisher & Grimm 1997) e hidrologia (Costigan *et al.* 2016, Godsey & Kirchner 2014). Com esse ressurgimento, o número de estudos sobre rios

intermitentes publicados em revistas de água doce e de ecologia cresceu consideravelmente nas últimas décadas, passando de cerca de 25 publicações em 2011 (Datry, Arscott & Sabater 2011) para mais de 400 artigos publicados em 2014 (Datry, Fritz & Leigh 2016). A partir de 2008, a maioria das principais conferências de água doce tiveram uma sessão especial sobre rios intermitentes, além de promoverem edições especiais de periódicos sobre o tema (Datry, Fritz & Leigh 2016). O número de países onde as pesquisas em rios intermitentes são conduzidas vem aumentando rapidamente *e.g.*, até 2014 havia pesquisas registradas em mais de 20 países (Leigh *et al.* 2015) e atualmente tem trabalhos publicado com dados coletados em todos os continentes (Shiller *et al.* 2019, Shumilova *et al.* 2019).

2.1.5 Ecologia dos rios do semiárido brasileiro

A pesquisa ecológica em rios intermitentes no semiárido brasileiro é recente, embora o interesse de pesquisadores sobre o tema tenha aumentado consideravelmente nos último 20 anos. Os trabalhos pioneiros iniciaram em meados da década 1990 liderados pelos professores Leonardo Maltchik e Elvio Medeiros, no Estado da Paraíba. As primeiras pesquisas avaliaram a relação entre a dinâmica hidrológica dos rios e a interação parasita-hospedeiro (Medeiros & Maltchik 1997, 1999) seguidos pela análise da variação hidrológica sobre a dinâmica de comunidades e abordagens reprodutivos da ictiofauna (Medeiros & Maltchik 2001a, Medeiros & Maltchik 2001b). Entretanto, a pesquisa em ecologia de rios do semiárido brasileiro aumentou consideravelmente nas duas últimas décadas. Este avanço é fruto de um enorme esforço colaborativo de pesquisadores do Brasil e aumento nos investimentos na pesquisa de base nas duas últimas décadas. Parte significativa da pesquisa em rios intermitentes no Brasil está relacionada à ecologia de peixes, onde são registradas, pelo menos, 27 publicações relevantes entre nos últimos 23 anos (Terra *et al.* 2021).

Os peixes têm se destacado como os grupos taxonômicos mais estudado no semiárido brasileiro. Os trabalhos de Rosa *et al.* (2003) e Lima *et al.* (2017) foram fundamentais para determinar e atualizar a composição e distribuição geográfica das espécies numa região outrora vista como de baixo valor para biodiversidade. Estes trabalhos atuam como precursores de pesquisas ecológicas *e.g.*, estrutura e organização dos rios do semiárido brasileiro (Maltchik & Medeiros 2006), diversidade funcional (Rodrigues-Filho *et al.* 2017), ecologia trófica de peixes de riachos (Manna *et al.* 2018), estrutura taxonômica e funcional de metacomunidades (Rodrigues-Filho *et al.* 2019), efeito do ambiente, espaço e das interações ecológicas na estruturação da metacomunidades (Faustino & Terra 2019), efeito dos barramentos na ecologia reprodutiva e história de vida de peixes foi observado por Feitosa &

Rezende (2020), distribuição geográfica e conservação de *killifishes* Rivuliade (Abrantes *et al.* 2020), ecologia de peixes de riachos intermitentes (Terra *et al.* 2021) e efeito da dinâmica seca sobre a estrutura funcional da assembleia de peixes (Gonçalves-Silva *et al.* 2022). Além disso, estudo recentes vêm incluindo os rios do semiárido brasileiro no cenário da ecologia global de rios, *e.g.*, o papel destes rios nos ciclos biogeoquímicos global (Datry *et al.* 2018, Schiller *et al.* 2019, Shumilova *et al.* 2019), destacando a importância dos sedimentos no leito dos rios para o fluxo geral de substâncias dissolvidas durante os eventos de reenchimento.

2.1.6 Políticas de proteção dos rios intermitentes

Historicamente os sistemas intermitentes têm sido negligenciados pelas políticas e iniciativas globais de conservação dos rios. Parte disso é reflexo da visão equivocada de que estes rios apresentam baixos valores para biodiversidade (Larned *et al.* 2010, Acuña *et al.* 2014). Como resultado, os rios intermitentes estão sendo degradados em ritmo alarmante, constituindo um dos *hotspots* de biodiversidade mais ameaçados no mundo (Reid *et al.* 2019). A incorporação destes corpos d'água nas decisões políticas de conservação, gerenciamento e regulamentação, em parte, depende de como eles são definidos pelas autoridades de cada país (Acuña *et al.* 2014). Na União Europeia, *e.g.*, a proteção dos rios intermitentes é condicionada à “tipologia” ou método de classificação adotado por cada região, enquanto nos Estados Unidos, sua proteção jurisdicional é determinada caso a caso (Marshall *et al.* 2018). Por outro lado, na maioria das regiões da Austrália, os cursos d'água não perenes são gerenciados como parte de planos de manejo de rios (Acuña *et al.* 2014).

Mesmo onde a intermitência de fluxo é predominante, estes cursos de água podem não ser legalmente reconhecidos como parte da rede fluvial. No Brasil, o novo Código Florestal (Lei 12.722 de 2012) exclui rios efêmeros das Áreas de Preservação Permanente (APP). Além disso, o Código Florestal brasileiro altera a demarcação das APPs onde as faixas marginais dos cursos de rios passam a ser delimitadas a partir da borda da calha do leito regular e não mais a partir do leito maior (nível mais alto do rio que considerava a variação hidrológico dos rios ao longo do ano) como propunha o Código Florestal (Lei Nº 4.771/1965). Além disso, a extensão das APPs passa a ser vinculada ao tamanho da propriedade (em módulos fiscais) e, dependendo do tamanho da propriedade, a proteção dos rios poder ser ainda mais prejudicada. A nova lei exclui ainda obrigatoriedade de APPs nas nascentes de rios intermitentes. Além disso, em 2012, parte do parlamento brasileiro tentou remover integralmente sua proteção jurisdicional dos rios intermitentes através de uma emenda aprovada pela comissão especial mista que analisou a Medida Provisória do Código Floreal

em agosto de 2012 (Estadão 2012, O eco 2012). Felizmente esta medida foi revogada após forte pressão política de parlamentares e ambientalistas (O eco 2012).

A exclusão das APPs dos rios efêmeros pode afetar, direta ou indiretamente a proteção dos rios. A resolução N° 141/2012, do Conselho Nacional de Recursos Hídricos, conceitua rios efêmeros como “corpos de água lóticos que possuem escoamento superficial apenas durante ou imediatamente após períodos de precipitação”. Esta mesma resolução, classifica os rios intermitentes como “corpos de água lóticos que naturalmente não apresentam escoamento superficial por períodos do ano” (MMA 2012). No semiárido brasileiro, rios efêmeros podem tornar-se intermitentes em anos mais úmidos e rios intermitentes podem tornar-se efêmeros em anos mais secos, o que pode dificultar a aplicação e fiscalização da legislação vigente. Uma alternativa seria substituir os conceitos de rios efêmeros e intermitentes estabelecidos pela resolução N° 141/2012 pelo conceito geral dos rios intermitentes e riachos efêmeros adotado por Datry, Bonada & Boulton (2017) (ver seção acima), alterar a legislação vigente e garantir que todos estes corpos d’água estejam legalmente protegidos.

Os rios intermitentes são ecossistemas particularmente ameaçados, porque faltam práticas de manejo adequadas, políticas e legislação de proteção. Embora estes corpos d’água sejam caracterizados pela formação de mosaicos de habitat aquáticos e terrestres em constante mudanças (Datry, Larned & Tockner 2014), as aplicações de gerenciamento nem sempre reconhecem a importância de manter a dinâmica espacial e temporal destes sistemas ecológicos por inteiro (Heino 2013). Entretanto, estes rios fornecem serviços ecossistêmicos essenciais para a sociedade e, portanto, precisam de conservação e gerenciamento eficazes (Allen *et al.* 2020).

2.2 CONCLUSÃO

Os rios intermitentes e riachos efêmeros estão aumentando em número, frequência e extensão e, por isso, há uma necessidade urgente compreender sua estrutura e funcionamento, sobretudo no atual cenário de avanços das mudanças climáticas. Apesar do rápido aumento sobre o conhecimento ecológico destes corpos d’água é preciso sintetizar e aprofundar sua compreensão. É fundamental aproveitar o conhecimento ecológico disponível para desenvolver modelos e experimentos para testar hipóteses, conceitos e aprofundar a compreensão ecológica e o gerenciamento inteligente desses ecossistemas (Leigh *et al.* 2015).

Os avanços recentes na ecologia de rios intermitentes refletem os esforços globais em andamento no intuito de expandir a compreensão sobre a estrutura e funcionamento destes

corpos d'água (Datry *et al.* 2016b, Datry, Fritz & Leigh 2016, Leigh *et al.* 2015). Nos últimos anos, iniciaram-se vários projetos internacionais com neste sentido. Um destes exemplos é o projeto dos 1000IRP (ver detalhes em https://1000_intermittent_rivers_project.irstea.fr/), que atualmente conta com 115 colaboradores de 28 países (incluindo o Brasil) e mais de 250 rios amostrados incluindo o Rio Cruxati, objeto de estudo desta tese. Esses estudos têm mudado nossa visão sobre os rios intermitentes: deixamos de vê-los como sistemas com baixos valores de biodiversidade (Larned *et al.* 2010) para vê-los como sistemas com alta biodiversidade de organismos aquáticos e terrestres, que além disso, mantêm importantes processos ecológicos e prestam serviços ecossistêmicos relevantes (Steward *et al.* 2017).

É necessário esforços global (incluindo a ciência, política e sociedade civil) para criação de redes de proteção dos intermitentes. Enquanto estes ecossistemas forem vistos como uma subclasse de rios com baixos valores para a sociedade, as políticas de conservação global serão ineficientes (Steward *et al.* 2012). O sucesso destas políticas depende do reconhecimento legal destes corpos d'água como parte da rede fluvial de cada nação (Datry, Fritz & Leigh 2016). Assim, estas políticas de proteção precisam reconhecer a intermitência natural dos fluxos não como um estressor em se, mas como um componente natural do regime de fluxos, essenciais para seu funcionamento (Datry *et al.* 2017). Assim, a visualização de rios intermitentes como mosaicos de habitats lóticos, lênticos e terrestres pode representar uma saída para que ecologistas possam integrar e combinar conceitos e metodologias diferentes áreas de pesquisa para entender e gerenciar esses ecossistemas de maneira eficaz (Datry, Bonada e Bolton, 2017).

REFERÊNCIAS

- Ab'saber AN. 1995. The Caatinga domain. In *Caatinga*. Sertão, Sertanejos, Monteiro S, Kaz L (eds). Livroarte Editora: Rio de Janeiro; 37–46
- Agência Nacional das Águas (ANA) – Relatório Conjunto dos Recursos Hídricos. Disponível em <https://arquivos.ana.gov.br/portal/publicacao/Conjuntura2018.pdf>. Acessado em 13 de novembro de 2020.
- Acuña, V., Datry, T., Marshall, J., Barceló, D., Dahm, C.N., Ginebreda, G., Mcgregor, A., Sabater, S., Tockner, K., & Palmer, M.A. 2014. Why should we care about temporary waterways?. *Science*, 343(6115), 1080-1081. DOI: 10.1126/science.124666
- Arthington, A.H., Bernardo, J.M., & Ilhéu, M. 2014. Temporary rivers: linking ecohydrology, ecological quality and reconciliation ecology. *River Research and Applications*, 30, 1209-1215. DOI: <https://doi.org/10.1002/rra.2831>
- Boulton, A.J., Brock, M.A., Robson, B.J., Ryder, D.S., Chambers, J.M., & Davis, J.A. 2014. *Australian Freshwater Ecology: Processes and Management*, 2nd ed. Wiley-Blackwell, Chichester. ISBN: 978-1-118-56823-1
- Bragança, Daniele. 2012. Cancelada emenda que prejudicava rios temporários. *Oeco*, 30 de Agosto de 2012. Disponível em: <https://oeco.org.br/noticias/26402-cancelada-emenda-que-prejudicava-rios-temporarios/>. Acessado em 22/10/2020.
- BRASIL. 1934. Decreto nº 23.793, de 23 de janeiro de 1934. Dispõe Sobre A Proteção da Vegetação Nativa e dá outras providências. Revogado pela Lei 4.771, de 1965: edição federal, Brasília, Brasil.
- BRASIL. 2012. Lei no 12.651, de 25 de maio de 2012. Lex: Dispões sobre a proteção da vegetação nativa: edição federal, Brasília, Brasil.
- BRASIL. 2012. Resolução nº 141, de 10 de julho de 2012. Ministério do Meio Ambiente. Conselho Nacional de Recursos Hídricos Ministério do Meio Ambiente Conselho Nacional de Recursos Hídricos. DOU de 24/08/2012 (nº 165, seção 1, pág. 94).
- BRASIL. 1965. Lei nº 4.771, de 15 de setembro de 1965. Dispõe Sobre A Proteção da Vegetação Nativa e dá outras providências. Revogada pela Lei nº 12.651, de 2012: edição federal, Brasília, Brasil.
- Changming, L., & Shifeng, Z. 2002. Drying up of the Yellow River: its impacts and counter-measures. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 7, 203-214.
- Chiu, M.C., Leigh, C., Mazor, R., Cid, N., & Resh, V. 2017. Anthropogenic threats to intermittent rivers and ephemeral streams. In: T. Datry, N. Bonada, & A. Boulton (Eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams Ecology and Management*. pp. 433-454, Academic Press.
- Companhia de Gestão dos Recursos Hídricos – COGERH. 2018 Disponível em: <https://portal.cogerh.com.br/perenizacao-do-rio-jaguaribe-torna-verde-paisagem/>.

Acessado em 12 de janeiro de 2020.

- Costigan, K.H., Jaeger, K.L., Goss, C.W., Fritz, K.M., & Goebel, P.C. 2016. Understanding controls on flow permanence in intermittent rivers to aid ecological research: integrating meteorology, geology, and land cover. *Ecohydrology*, 9, 1141-1153. DOI: 10.1002/eco.1712.
- Datry, T., Singer, G., Sauquet, E., Jorda-Capdevilla, D., Von Schiller, D., Stubbington, R., Magand, C., Pařil, P., Miliřa, M., Acuña, V., Alves, M., & *et al.* 2017. Science and Management of Intermittent Rivers and Ephemeral Streams (SMIRES). *Research Ideas and Outcomes*, 3, 21774. DOI: 10.3897/rio.3.e21774.
- Datry, T., Arscott, D.B., & Sabater, S. 2011. Recent perspectives on temporary river ecology. *Aquatic Sciences*, 73, 453-457. DOI:10.1007/s00027-011-0236-1
- Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. 2016a. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 125, 149-159.
- Datry, T., Corti, R., Foulquier, A., Von Schiller, D., & Tockner, K. 2016b. One for all, all for one: A global river research network. *Eos*, 97(15), 13-15. DOI: 10.1029/2016EO053587
- Datry, T., Foulquier, A., Corti, R., Von Schiller, D., Tockner, K., Mendoza-Lera, C., Clément, J.C., Gessner, M.O., Moleón, M., Stubbington, R., Gücker, B. & *et al.* 2018. A global analysis of terrestrial plant litter dynamics in non-perennial waterways. *Nature Geoscience*, 11(7) 497-503. DOI: 10.1038/s41561-018-0134-4
- Datry, T., Bonada, N., & Boulton, A. (Eds.) 2017. *Intermittent Rivers and ephemeral streams: Ecology and management*. London, UK: Elsevier. DOI: 10.1016/C2015-0-00459-2
- Datry, T., Pella, H., Leigh, C., Bonada, N.E. & Hugueny, B. 2016. A landscape approach to advance intermittent river ecology. *Freshwater Biology*, 61, 1200-1213. DOI: 10.1111/fwb.12645
- Datry, T., Larned, S.T., & Tockner, K. 2014. Intermittent rivers: A challenge for freshwater ecology. *BioScience*, 64, 229-235. DOI: 10.1093/biosci/bit027
- Datry, T., Fritz, K., & Leigh, C. 2016. Challenges, developments and perspectives in intermittent river ecology. *Freshwater Biology*, 61, 1171-118. DOI: 10.1111/fwb.12789
- Delucchi, C.M. 1988. Comparison of community structure among streams with different temporal flow regimes. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 579-586. DOI: 10.1139/z88-085
- Domingos, João. 2012. Comissão tira proteção de rios intermitentes. Estadão, 08 de Agosto de 2012. Disponível em <https://sustentabilidade.estadao.com.br/noticias/geral/comissao-tira-protecao-de-rios-intermitentes,913471>. Acessado em 22/10/2020.
- Faustino, A.C.Q., & Terra, B.F. 2019. Ecological drivers of fish metacommunities: Environmental and spatial factors surpass predation in structuring metacommunities of intermittent rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 29(1), 145-155. DOI: 10.1111/eff.12502

- Feitosa, F.S., & Rezende, C.F. 2020. Life history and trophic ecology of the migratory fish *Leporinus piau* (Characiformes: Anostomidae) in an area influenced by a dam in the Neotropical River Parnaíba. *Revista de biología tropical*, 68, 1-19.
- Gleick, P.H. 2003. Global freshwater resources: soft-path solutions for the 21st century. *Science*, 302, 1524-1528. DOI: 10.1126/science.108996
- Jaeger, K.L., Olden, J.D., & Pelland, N.A. 2014. Climate change poised to threaten hydrologic connectivity and endemic fishes in dryland streams. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38), 13894-13899. DOI: 10.1073/pnas.1320890111
- Junk, W.J., Bayley, P.B., & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110-127.
- Junior, E.S.O. 2012. Invertebrados aquáticos em poças temporárias de um riacho de cerrado. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, 12(2), 29–33.
- LAKE, P.S. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, 48, 161-1172. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2003.01086.x
- Larned, S.T., Datry, T., Arscott, D.B., & Tockner, K. 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology*, 55, 717-738. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02322.x
- Leigh, C., Boulton, A.J., Courtwright, J.L., Fritz, K., May, C.L., Walker, R.H., & *et al.* 2015. Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. *Freshwater Biology*, 61(8), 1181-1199. DOI: 10.1111/fwb.12646
- Levick, L.R., Goodrich, D.C., Hernandez, M., Fonseca, J., Semmens, D.J., Stromberg, J.C., & *et al.* 2008. The Ecological and Hydrological Significance of Ephemeral and Intermittent Streams in the Arid and SemiArid American Southwest. US Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, Washington, DC. p. 116.
- Lima, S.M.Q., Ramos, T.P.A., da Silva, M.J., & Rosa, R.S. 2017. Diversity, distribution, and conservation of the Caatinga fishes: Advances and challenges. In: J.M.C da Silva, I.R. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest tropical dry Forest region in South America*. pp. 97–131. Cham: Springer International Publishing.
- Maltchik, L., & Medeiros, E.S.F. 2006. Conservation importance of semi-arid streams in north-eastern Brazil: implications of hydrological disturbance and species diversity. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(7), 665-677. DOI: 10.1002/aqc.805
- Magalhães, L.T.S., Gomes, J.B.V., Vasco, A.N., Aguiar- Netto, A.O., & Ferreira, R.A. 2012. Caracterização geo-pedológica das áreas de nascentes na bacia hidrográfica do rio Piauitinga, Sergipe, Brasil. *Ambi-Agua*, 7(1), 169–181. DOI: 10.4136/ambi-agua.767
- Manna L.R., Villéger, S., Rezende, C.F., & Mazzoni, R. 2018. High intraspecific variability in morphology and diet in tropical stream fish communities. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(1), 41-52. DOI: 10.1111/eff.12425

- Matthews, W.J., & Marsh-Matthews, E. 2017. Stream fish community dynamics: A critical synthesis. 1st ed. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press: p. 330.
- Medeiros, E.S.F., & Maltchik, L. 1997. Parasita ataca peixes nos rios do semi-árido. *Ciência Hoje*, 130, 66–7.
- Medeiros, E.S.F., & Maltchik, L. 1999. The effects of hydrological disturbance on the intensity of infestation of *Lernaea cyprinacea* in an intermittent stream fish community. *Journal of Arid Environments*, 43(3), 351-356. DOI: 10.1006/jare.1999.0545
- Medeiros, E.S.F., & Maltchik, L. 2001a. Effects of flood and drought on diversity and stability of fishes in a temporary river from the Brazilian semiarid region. *Iheringia Série Zoologia*, 90, 157–166. DOI: 10.1590/S0073- 47212001000100016
- Medeiros, E.S.F., & Maltchik, L. 2001b. Fish assemblage stability in an intermittently flowing stream from the Brazilian semiarid region. *Austral Ecology*, 26(2), 156–164. DOI: 10.1046/j.1442-9993.2001.01099.x
- MMA- Ministério do Meio Ambiente. Conselho Nacional de Recursos Hídricos. Resolução nº 141, de 10 de julho de 2012. Disponível em: <http://www.ibama.gov.br/sophia/cnia/legislacao/CNRH/RE0141-100712.PDF>. Acesso em setembro de 2020.
- Nadeau, T.L., & Rains, M.C. 2007. Hydrological connectivity of headwaters to downstream waters: introduction to the featured collection. *Journal of the American Water Resources Association* . 43(1) 1-4. DOI:10.1111/j.1752-1688.2007.00001.x
- Nunes da Cunha, C., & Junk, W.J., 2011. A preliminary classification of habitats of the Pantanal of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, and its relation to national and international wetland classification systems. In: W.J. Junk, C.J. da Silva, C. Nunes da Cunha, & K.M. Wantzen (Eds.) *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. pp. 127–141. Sofia-Moscow: Pensoft.
- Perez, A.B.A., Santos, C.I., Sá, J.H.M., Arienti, P.F., & Chaffé, P.L.B. 2020. Connectivity of ephemeral and intermittent streams in a subtropical atlantic forest headwater catchment. *Water*, 12(6), 1526. DOI: 10.3390/w12061526
- Pires, A.P.F., Vinicius, F. F., Marçal, B., Rodriguez, Daniel A., Gomes, E. A. T., Santos, E. C., Sodr , F. N. G. A. S., Sabino, J., Esp cie, M. A., & *et al.* 2019. *Relat rio Tem tico  gua: Biodiversidade, Servi os Ecossist micos e Bem-Estar Humano no Brasil*. Disponível em <https://www.bpbes.net.br/produto/agua/>. Acessado em 27 de julho de 2020.
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., & Cooke, S.J. 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 94(3), 849–873. DOI: 10.1111/brv.12480
- Raymond, P.A., Hartmann, J., Lauerwald, R., Sobek, S., Mcdonald, C., Hoover, M., Butman, D., Striegl, R., Mayorga, E., Humborg, C., Kortelainen, P., D rr, H., Meybeck, M., Ciais, P., & Guth, P. 2013. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*, 503, 355–

359. DOI: 10.1038/nature12760

- Renner, S., Périco, E., Ely, G.J., & Sahlén, G. 2017. Preliminary dragonfly (Odonata) species list from the Pampa biome in Rio Grande do Sul, Brazil, with ecological notes for 19 new records for the State. *Biota Neotropica*, 17(4). DOI: 10.1590/1676-0611-BN-2017-0374
- Rodrigues-Filho, C.A.S., Gurgel-Lourenço, R.C., Ramos, E.A., Novaes, J.L.C., Garcez, D.S., Costa, R.S., & Sánchez-Botero, J.I. 2019. Metacommunity organization in a intermittent river in Brazil: the importance of riverine networks for regional biodiversity. *Aquatic Ecology*, 54(1), 145–161. DOI: 10.1007/s10452-019-09732-1
- Rosa, R.S., Menezes, N.A., Britski, H.A., Costa, W.J.E.M., & Groth, F. 2003. Diversidade, padrões de distribuição e conservação dos peixes da Caatinga. In: I. R. Leal, M. Tabarelli, & J. M. C. Silva (Eds.), *Ecologia e conservação da Caatinga*. pp. 135–162. Recife: Ed. Universitária UFPE.
- Schiller, D. Von, Datry, T., Corti, R., Foulquier, A., & *et al.* 2019. Sediment respiration pulses in intermittent rivers and ephemeral streams. *Global Biogeochemical Cycles*, 33, 1251-1263. DOI: 10.1029/2019GB006276
- Sheldon, F., Bunn, S.E., Hughes, J.M., Arthington, A.H., Balcombe, S.R., & Fellows, C.S. 2010. Ecological roles and threats to aquatic refugia in arid landscapes: dryland river waterholes. *Marine and Freshwater Research*, 61(8), 885-895. DOI: 10.1071/MF09239
- Shumilova, O., Zak, D., Datry, T., Von Schiller, D., Corti, R., Foulquier, A., & *et al.* 2019. Simulating rewetting events in intermittent rivers and ephemeral streams: A global analysis of leached nutrients and organic matter. *Global Change Biology*, 25(5), 1591-1611. DOI: 10.1111/gcb.14537
- Silva, P.C.G. da, Moura, M.S.B. de, Kiill, L.H.P., Brito, L.T. de L., Pereira, L.A., Sa, I.B., Correia, R.C., Teixeira, A.H. de C., Cunha, T.J.F., & Guimarães Filho, C. 2010. Caracterização do Semiárido brasileiro: fatores naturais e humanos. In: I.B. Sa, P.C.G. da Silva (Ed.). *Semiárido brasileiro: pesquisa, desenvolvimento e inovação*. cap. 1, p. 18-48 Petrolina: Embrapa Semiárido. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/861906>. Acessado em 12 de fevereiro de 2020.
- Stanley, E.H., Fisher, S.G., & Grimm, N.B. 1997. Ecosystem expansion and contraction in streams. *BioScience*, 47(7), 427-435. DOI: 10.2307/1313058
- Steward, A.L., Langhans, S.D., & Corti, R. 2017. The Biota of Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Terrestrial and Semiaquatic Invertebrates. Chapter 4.4. In: A. Boulton, T. Datry, & N. Bonada (Eds:). *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management*. pp. 245-271. Burlington: Academic Press.
- Steward, A.L., Von Schiller, D., Tockner, K., Marshall, J.C., & Bunn, S.E. 2012. When the river runs dry: human and ecological values of dry riverbeds. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10, 202-209. DOI: 10.1890/110136
- Terra, B.F., Medeiros, E.S.F, Botero, J.I.S., Novaes, J.L.C., & Rezende, C.F. 2021. *Ecologia*

de peixes de riachos intermitentes. *Oecologia Australis*, 25(2), 605-619. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.23

Ward, J.V., Stanford, J.A. 1983. The serial discontinuity concept in lotic ecosystems. pp. 347-356. In: *Dynamics of Lotic Ecosystems*. (Fontaine, T.D. e Barthell, S. M., Eds.).

2.3 MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. - Exemplos de definições de diferentes tipos de rios intermitentes e riachos efêmeros

	Definição	
efêmero		
Efêmero	Rios que fluem menos de 20% do tempo. Rios que correm por curtos períodos após a chuva ter caído em suas captações. Rios que fluem por menos tempo do que estão secos. Fluxo ou inundação por períodos curtos da maioria dos anos em um período de 5 anos, em resposta a eventos imprevisíveis de alta precipitação. Sustenta uma série de poças em partes do cana.l Um canal formado por água durante ou imediatamente após os eventos de precipitação, conforme indicado pela ausência de serapilheira florestal e exposição mineral do solo. Rios com leitos de riachos secos na estação seca ou mesmo por períodos mais longos. Rios/manchas que recebem apenas o escoamento do rio porque o canal está sempre acima do lençol freático. Rios que formam leitos secos enquanto a água desaparece. Apenas preenchido após chuva e escoamento imprevisíveis. A água superficial seca dentro de dias ou semanas de enchimento e pode suportar apenas vida aquática de curta duração.	Matthews (1988) Day (1990) Uys & O'keeffe (1997), Stringer & Perkins (2001) Bonada <i>et al.</i> (2007) Larned <i>et al.</i> (2008) Anna <i>et al.</i> (2009) Boulton <i>et al.</i> (2014)
Episódico	Riachos e rios - principalmente em regiões áridas - que fluem quando as chuvas imprevisíveis caem. Fluxo não ocorre necessariamente todos os anos. Fluxo que ocorre apenas após episódios de chuva. Sistemas altamente chamativos que fluem ou inundam apenas em resposta a eventos extremos de precipitação, geralmente altos em suas captações. Pode não fluir em um período de 5 anos ou pode fluir apenas uma vez em vários anos. Seca 9 anos de 10, com inundações raras e muito irregulares ou períodos de chuva que podem durar alguns meses. A entrada anual é menor que a perda anual mínima em 90% dos anos. Geralmente seca, mas enche após eventos de precipitação imprevisíveis, raros e grandes. A água da superfície persiste durante meses a anos e muitas vezes suporta a vida aquática de vida mais longa (do que riachos efêmeros).	Bayly & Williams (1973) King & Tharme (1993) Davies <i>et al.</i> (1994) Uys & O'Keeffe (1997), Williams (2006) Boulton <i>et al.</i> (2014)
Temporário	Rios com descarga relativamente regular e sazonalmente intermitente. Rios com descarga intermitente. Rios com leito inteiramente seco. Paradas de fluxo e água de superfície podem desaparecer ao longo de partes do canal anualmente ou durante 2 ou mais anos em 5. Corpos naturais de água que experimentam uma fase seca recorrente de duração variável. Hidrovias que deixam de fluir em alguns pontos no espaço e no tempo ao longo de seu curso.	Boulton & Lake (1988) Davies <i>et al.</i> (1994) Delucchi (1988) Uys & O'Keeffe (1997) Williams (2006) Acuña <i>et al.</i> (2014)

Intermitente	<p>Riachos ou rios que fluem apenas sazonalmente e estão secos. Rios com descarga intermitente. Rios que fluem entre 20% e 80% do ano. Rios que secam apenas em alguns trechos. Estes rios deixam de fluir e podem secar ao longo de partes da sua extensão por um período variável anualmente, ou por 2 ou mais anos em 5. O fluxo pode recomeçar sazonalmente ou altamente variável, dependendo das influências climáticas e da previsibilidade das chuvas na área. Um rio intermitente pode experimentar vários ciclos de fluxo, ausência de fluxo e secagem em um único ano. Rios que retêm a água durante as porções molhadas do ano. Corpos naturais de água que experimentam uma fase seca recorrente de duração variável Rios com poças isoladas durante a estação seca que podem persistir até o final do verão. Rios/manchas recebendo água subterrânea quando o lençol freático cruza o canal e podem receber escoamento. Rios que formam cadeias de características lólicas (piscinas isoladas) à medida que o fluxo desaparece, mas a água da superfície ainda está presente. Alternadamente úmido e seco, mas com menos frequência ou regularmente que as águas sazonais. A água de superfície persiste durante meses ou anos e muitas vezes suporta vida aquática mais longa (do que fluxos efêmeros).</p>	<p>Bayly & Williams (1973) Towns (1985), Boulton & Lake (1988) Matthews (1988) Delucchi (1988)</p> <p>Uys & O’Keeffe (1997) Stringer & Perkins (2001)</p> <p>Williams (2006) Bonada <i>et al.</i> (2007) Larned <i>et al.</i> (2008) Anna <i>et al.</i> (2009) Boulton <i>et al.</i> (2014)</p>
Sazonal	<p>Fluxo que ocorre por mais da metade do ano, todos os anos, durante a mesma temporada Alternadamente molhada e seca todos os anos, de acordo com a estação. Normalmente enche e seca previsivelmente e anualmente. A água da superfície persiste durante meses, tempo suficiente para que algumas plantas e animais completem os estágios aquáticos de seus ciclos de vida.</p>	<p>King & Tharme (1993) Boulton <i>et al.</i> (2014)</p>
<i>Dryland</i>	<p>Os rios de regiões áridas e semiáridas.</p>	<p>Davies <i>et al.</i> (1994)</p>
Interrompido	<p>Rios que fluem por menos de 20% do tempo.</p>	<p>Matthews (1988)</p>
Não perene	<p>Riachos que secam completamente ou por partes do seu comprimento durante verão.</p>	<p>Chester & Robson (2011)</p>
Quase permanente	<p>Inundação previsível, embora os níveis de água possam variar. Entrada de água é maior do que as perdas em 9 anos de 10. Previsivelmente preenchido, embora os níveis de água possam variar. A entrada anual excede a perda anual mínima em 90% dos anos. Durante secas extremas, estas águas podem secar. Geralmente suporta a vida aquática diversificada, muitas das quais não toleram a dessecação.</p>	<p>Williams (2006) Boulton <i>et al.</i> (2014)</p>

Fonte: Datry, Bonada & Boulton (2017).

Os principais critérios utilizados para separá-los são a duração e a previsibilidade do fluxo, mas estes não foram usados consistentemente entre os autores, levando a uma maior confusão.

3

- CAPÍTULO 2 -

VARIAÇÃO TEMPORAL NA ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE DE
PEIXES EM UM RIO INTERMITENTE DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Capítulo apresentado na forma de artigo segundo as normas da revista *Freshwater Biology* – (ISSN:1365-2427, Impact Factor: 3.538).

Variação temporal na estrutura de metacomunidade de peixes em um rio intermitente do semiárido brasileiro

Resumo

1. A ecologia de metacomunidades tem avançado consideravelmente nos últimos anos e ampliado nossa compreensão sobre a importância dos processos locais e regionais na estruturação das comunidades. As pesquisas em metacomunidades desenvolveram-se através de duas abordagens distintas: mecanismos e padrões. A primeira baseia-se nos mecanismos responsáveis pela estruturação da diversidade de espécies nas metacomunidades, enquanto a segunda abordagem baseia-se nos padrões de distribuição das espécies ao longo de gradientes ambientais. Geralmente estes padrões têm sido tratados de forma isolada (*e.g.* distribuição aninhada x distribuição randômica) e como propriedades estáticas (desconsiderando sua variação temporal). O estudo de metacomunidades em rios intermitentes estão progredindo rapidamente, mas a dinâmica temporal das metacomunidades e seus mecanismos subjacentes ainda são pouco explorados. Estes rios podem ser excelentes modelos para estudos de metacomunidades por ser ecossistemas altamente dinâmicos onde a conectividade entre as manchas de habitats e o *turnover* de espécies varia no tempo e no espaço.

2. Nesse estudo, utilizamos a abordagem de elementos de estrutura de metacomunidades (EEM) combinada com o particionamento de variância para identificar as relações entre os efeitos do ambiente (características ambientais) e espaço (distância entre as manchas de habitats) sobre a estrutura de metacomunidades de peixes de um rio intermitente do semiárido brasileiro.

3. Observamos três tipos de estruturas das metacomunidades ao longo das três fases do ciclo hidrológico (seca, cheia e reenchimento). O aninhamento foi a estrutura de melhor ajuste durante a seca, enquanto a distribuição randômica foi mais comum nas fases de cheia e reenchimento. Estruturas quase-aninhadas também foram observadas durante as fases de seca e reenchimento. Nossos resultados sugerem que a estrutura da metacomunidade de peixes foi melhor explicada pelos fatores ambientais espaciais durante a seca e cheia do rio, onde os efeitos do espaço foram menos expressivos.

4. Mesmo quando considerados os dois níveis de assembleias (conjunto total e conjunto nativo de espécies), o aninhamento foi o padrão de melhor ajuste nas metacomunidades e, durante a seca, os efeitos do ambiente mantiveram maior poder de explicação sobre a estruturação da metacomunidade do que o espaço ou a interação de ambos. Também verificamos altos valores de aninhamento pela métrica de NODF (*Nestedness metric based on*

Overlap and Decreasing fill), mostrando a força da extinção na estruturação da metacomunidade.

5. Concluimos que a estrutura de uma metacomunidade de peixes mudou ao longo do tempo e que o aninhamento foi a estrutura que melhor se ajustou às metacomunidades na maior parte dos períodos hidrológicos. Esses padrões são promovidos por múltiplos processos ambientais e espaciais agindo em conjunto com fatores ambientais ao longo do tempo.

PALAVRAS-CHAVE

aninhamento, elementos de metacomunidade, peixes de água doce, rios intermitentes

3.1 INTRODUÇÃO

A ecologia de comunidades busca compreender os mecanismos e processos determinantes da estruturação das comunidades locais a partir de um *pool* regional de espécies (Ricklefs, 1987). O surgimento da teoria metacomunidades vem ampliando nossa compreensão sobre a determinação da coexistência de espécies na paisagem ao integrar o conhecimento ecológico em diferentes escalas espaciais, seja local (*i.e.*, interações bióticas) ou regional (*i.e.*, dispersão), na montagem das comunidades (Leibold et al., 2004; Holyoak et al., 2005). A teoria de metacomunidades se desenvolveu a partir de quatro paradigmas que explicam a coexistência de espécies e os processos básicos subjacentes à estruturação das metacomunidades: dinâmica de manchas (*patch dynamic*), alocação de espécies (*species sorting*), efeito de massa (*mass effect*) e o paradigma neutro (*neutral paradigm*) (Leibold et al., 2004; Leibold & Chase, 2018). A dinâmica de manchas destaca a colonização e extinção como forças estruturantes da metacomunidade onde a dinâmica espacial é resultado do *trade-off* entre a competição e dispersão (Levins & Culver, 1971; Tilman, 1994; Calcagno et al., 2006). A alocação de espécies enfatiza os filtros ambientais como fator determinantes para ocorrência das espécies, que ocupam as manchas de habitats de acordo com suas preferências ambientais (Chase & Leibold, 2003). O efeito de massa enfatiza a interação entre a filtragem ambiental e a dispersão na montagem das comunidades (Leibold et al., 2004; Holyoak et al., 2005). Por outro lado, o paradigma neutro considera somente a estocasticidade e a dispersão na dinâmica da comunidade para explicar a ocorrência local e regional das espécies (Hubbell, 2001).

A abordagem dos mecanismos subjacentes à montagem das metacomunidade tem sido utilizada para analisar os padrões espaciais de estrutura de metacomunidades. Esta abordagem avalia as características de distribuição de espécies ao longo de gradientes

ambientais para determinar os padrões de estrutura da metacomunidade, *e.g.*, padrões Gleasonianos, Clementianos, Tabuleiro de xadrez, Randômico, Uniformemente espaçados ou padrões de Subconjuntos aninhados (Leibold & Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010). Padrões Clementsianos ocorre quando grupos de espécies da comunidade apresentam respostas similares aos gradientes ambientais (Clements, 1916); padrões Gleasonianos ocorre onde as espécies têm distribuição independente, apresentando respostas individuais aos gradientes ambientais (Gleason, 1926); padrões de Tabuleiro de xadrez ocorre quando a metacomunidade é composta de pares de espécies mutuamente excludentes (Diamond, 1975) enquanto estruturas randômicas ocorre em metacomunidades com distribuição aleatória de espécies indicando que a distribuição das espécies não responde a um gradiente ambiental (Connor & Simberloff, 1979). Em metacomunidades com estruturas igualmente espaçadas, a distribuição das espécies é mais igualmente espaçada ao longo de gradientes ambientais do que o esperado pelo acaso (Tilman, 1981). Por outro lado, numa distribuição aninhada, as comunidades pobres em espécies constituem subconjuntos aninhados daquelas mais ricas em espécies (Patterson & Atmar, 1986).

Padrões de metacomunidades são amplamente descritos na literatura para diferentes grupos taxonômicos e tipos habitats (Cook & Quinn, 1995; Fernández-Juricic 2002; Hoagland & Collins, 1997). Mas, historicamente, estes padrões têm sido avaliados isoladamente *e.g.*, padrões Gleasonianos ou Tabuleiro de xadrez comparando o padrão observado com uma matriz de distribuição nula (Fernández-Juricic, 2002). Desta forma, uma metacomunidade pode ser classificada como aleatória apenas porque outros padrões de distribuição, que poderiam se ajustar aos dados igualmente bem, não foram considerados (*e.g.*, aninhamento) (Presley et al., 2010; Meynard et al., 2013; Dallas et al., 2016). Buscando superar esta dicotomia entre “aleatoriedade” e algum tipo de padrão particular, Leibold & Mikkelsen (2002) propuseram a abordagem dos três elementos de estrutura de metacomunidade, *coherence*, *turnover* e *boundary clumping*, por meio dos quais é possível avaliar múltiplos padrões simultaneamente e identificar o padrão que melhor se ajusta a determinada metacomunidade.

Primeiro elemento de metacomunidade, a coerência testa o nível de resposta das espécies ao mesmo gradiente ambiental (Leibold & Mikkelsen, 2002). A coerência pode ser negativa, não significativa ou positiva. A coerência negativa ocorre em metacomunidades composta por pares de espécies mutuamente excludente (*i.e.*, ocorrência de espécies independentes das outras ao longo do gradiente ambiental) indicando estrutura em Tabuleiros de xadrez (Diamond, 1975). Em metacomunidades incoerente (coerência não significativa) as

espécies são distribuídas aleatoriamente (*i.e.*, a distribuição das espécies independe dos gradientes ambientais) sendo consistentes com a distribuição randômica (Hubbell, 2001). Se a metacomunidade apresenta coerência positiva, sugere que as espécies respondem ao mesmo gradiente ambiental e pode exibir um dos demais padrões de distribuição não aleatórios (Leibold & Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010).

O *turnover* determina se os processos que estruturam a diversidade levam à substituição ou a perda de espécies ao longo de um gradiente ambiental. Portanto, metacomunidades com *turnover* negativo tem distribuição aninhada enquanto aquelas com *turnover* positivo podem ser classificadas como gradientes clementsianos, gleasoniano ou igualmente espaçados (Leibold & Mikkelsen, 2002; Henrique-Silva et al., 2013). O *boundary clumping* testa o grau de sobreposição dos limites de distribuição das espécies ao longo de um gradiente (Leibold & Mikkelsen, 2002). Dependendo do valor do coincidência de limites (*clumping*), a metacomunidade pode ser clementsiana (formando grupos de espécies discretas que mostram respostas semelhantes dentro de gradientes); glasoniana (comunidades compostas por espécies com respostas idiossincráticas ao gradiente e produzem uma metacomunidade com um contínuo de mudanças graduais) (Henrique-Silva et al., 2013) ou igualmente espaçadas (*evenly spaced*), onde a metacomunidade é composta de espécies que competem ao longo de um gradiente ambiental (Leibold & Mikkelsen, 2002; Henrique-Silva et al., 2013).

A análise de EEM não informa os mecanismos subjacentes aos padrões detectados, portanto é recomendável combiná-la à análise de particionamento de variância para avaliar os processos que estão gerando a estrutura de metacomunidade observada (Meynard et al., 2013). O particionamento de variância é usado para separar os papéis da estrutura espacial e filtragem ambiental nos dados da comunidade (Cottenie, 2005). Tradicionalmente, os estudos sobre metacomunidades têm assumido o papel relativo dos processos espaciais e ambientais como uma propriedade estática da metacomunidade (Leibold et al., 2004; Presley et al., 2009). Entretanto, em muitos sistemas ecológicos, as comunidades são dinâmicas e a composição e distribuição das espécies mudam no tempo e no espaço (Fernandes et al., 2014; Datry, Bonada & Heino, 2015). Em sistemas altamente dinâmicos, *e.g.*, rios intermitentes, a organização da metacomunidade varia ao longo do tempo, uma vez que as características (configuração e composição) do habitat mudam continuamente (Datry, Nuria & Bonada, 2016).

Estudos recentes sobre análises de padrões de metacomunidades vem aumentando nossa compreensão sobre a importância dos processos locais e regionais na distribuição das espécies (Henrique-Silva et al., 2013; Eros et al., 2014; Heino et al., 2015; Alves et al., 2020).

Porém, ainda falta compreender como a estrutura da metacomunidade e as forças relativas de seus mecanismos subjacentes mudam ao longo do tempo (Fernandes et al., 2014). Por isso, é preciso identificar os diferentes mecanismos que influenciam a organização das metacomunidades e quantificar suas contribuições relativas ao longo do tempo (Eros et al., 2014; Fernandes et al., 2014; Alves et al., 2020).

A análise de EEM tem sido amplamente aplicada em comunidades terrestres (Presley et al., 2010) e aquáticas (Fernandes et al., 2014; Eros et al., 2014; Alves-Martins et al., 2019), mas poucos estudos usaram essa abordagem para avaliar múltiplos padrões de organização de espécies ao longo do tempo (Fernandes et al., 2014; Alves et al., 2020). Além disso, a compreensão sobre como as variáveis ambientais e espaciais que atuam na formação dos padrões de estrutura de comunidades são pouco conhecidas (Meynard et al., 2013). Muitos estudos caracterizam as metacomunidades com base numa única amostragem da estrutura espacial, o que é inadequado para táxons que têm comportamento migratório, como os peixes (Eros et al., 2014). Embora estudos recentes tenham aumentado nossa compreensão sobre a estruturação das metacomunidades, poucos estudos discutem a variabilidade temporal na estrutura de metacomunidades em sistemas altamente dinâmicos, como os intermitentes (Datry, Bonada & Heino, 2016).

Os rios intermitentes funcionam como laboratório natural para examinar a organização espacial e temporal da metacomunidade porque formam mosaicos de habitats aquáticos e terrestres que mudam constantemente no tempo e no espaço (Larned et al., 2010; Datry, Bonada & Heino, 2015). Nestes sistemas, a estrutura da metacomunidade pode mudar em resposta a variações nas fases do fluxo ao longo dos hidroperíodos (Datry et al., 2017). Entretanto, embora o interesse pelos rios intermitentes tenha aumentado nos últimos anos, a dinâmica da estrutura de metacomunidade dos peixes ainda é mal compreendida (Vardakas et al., 2020).

Os rios intermitentes do semiárido brasileiro são caracterizados por três fases hidrológicas bem definidas: cheia, seca e reenchimento (Maltchik & Medeiros, 2006). A fase de cheia inicia com a chegada das chuvas torrenciais que estabelece o fluxo de água superficial contínuo ao longo dos rios com duração de semanas ou meses dependendo da geomorfologia da bacia, padrões de precipitação e hierarquia dos rios. O fim das chuvas marca o início da fase seca (mais longa) caracterizada pela diminuição e fragmentação dos fluxos superficiais de água. A ausência de chuvas leva à formação de poças temporárias e semipermanentes distribuídas ao longo do leito seco dos rios. A chegada das primeiras precipitações marca o início da fase de reenchimento. Os primeiros fluxos de água superficial

começam a reaparecer em pequenos tributários e riachos enquanto o aporte de água leva à conexão das poças adjacentes (Medeiros & Maltchik, 2001; Maltchik & Medeiros, 2006). Mudanças rápidas dos regimes hidrológicos promovem alta heterogeneidade espacial e temporal, sendo um dos principais agentes estruturadores das comunidades aquáticas nos rios intermitentes do semiárido brasileiro (Medeiros & Maltchik, 1999, 2001; Melo & Medeiros, 2013).

Durante a estação seca, as poças isoladas no leito seco sofrem uma série de alterações que podem afetar a dinâmica das comunidades locais: a temperatura das águas são mais altas, as concentrações de solutos aumentam o pH e os níveis de oxigênio dissolvido diminuem (Boulton, 2003). Embora as poças isoladas representem um importante refúgio para um número considerável de espécies de peixes (Maltchik & Medeiros, 2006), à medida que as poças diminuem de tamanho, as densidades de organismos podem aumentar drasticamente, levando a fortes interações intra e interespecíficas, como competição ou predação, disponibilidade reduzida de habitat e conectividade hidrológica (Lake, 2003; Datry et al., 2016). Portanto, pode-se esperar uma homogeneização da composição taxonômica e funcional ao longo do tempo, à medida que as espécies e seus traços são progressivamente selecionados levando ao aninhamento temporal, onde as comunidades futuras são subconjuntos de comunidades passadas (Leigh et al., 2019).

Nesse sentido, investigamos os fatores ambientais e espaciais que influenciam a variação temporal dos EEM de peixes em um rio intermitente do semiárido brasileiro ao longo de três anos consecutivos (2016, 2017 e 2018). Propomos as hipóteses de que, (1) durante a fase seca, os fatores ambientais exercem maior influência sobre EEM, (2) a estrutura aninhada é melhor ajustada durante a fase seca e (3) estrutura aleatória é melhor ajustada durante o reenchimento. Também investigamos a hipótese de que, (4) durante a fase cheia, a metacomunidade é distribuída aleatoriamente ao longo do rio. Esperamos que as variáveis ambientais sejam as principais influenciadoras da estrutura da metacomunidade de peixes, mas que seu efeito seja maior durante a estação seca devido ao aumento da severidade ambiental neste período em sistemas intermitentes (Larned et al., 2010; Datry et al., 2017). Durante a fase de cheia, esperamos que o espaço tenha maior influência sobre a estruturação da metacomunidade, uma vez que os eventos de dispersão são menos limitados pela conectividade entre os diferentes habitats.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O Rio Cruxati é um dos principais afluentes da bacia do Mundaú, que junto com outras sub-bacias, compõem a bacia hidrográfica do litoral, uma bacia costeira naturalmente intermitente que desagua no Oceano Atlântico. Este rio é formado por uma rede dendrítica composta por 475 afluentes, drenando 1.264,22 km² (Figura 2) (Duarte et al., 2021). A bacia está localizada em uma zona de clima tropical semiárido com precipitação anual nas cabeceiras de aproximadamente 1.102,5 mm e temperatura média anual de 21,02°C, as temperaturas médias mensais a jusante são de 35,09°C no período mais seco e quente do ano. O rio Cruxati flui por aproximadamente quatro meses por ano (de março a junho) e quando o fluxo cessa, o rio se desfaz em poças isoladas de diferentes tamanhos distribuídas ao longo do leito seco. Algumas dessas poças (cerca de 40%) permanecem com água durante o resto do ano enquanto outras secam completamente, devido às características semiáridas do clima, permeabilidade do solo e da vegetação que aumentam a perda de água por evaporação. Após eventos chuvosos, as poças isoladas se reconectam no ano seguinte. Da cabeceira à foz existem três formações vegetais (sensu Holdridge, 1947): i) A maior parte da floresta na cabeceira do barlavento localizada nas maiores altitudes (>700 m de altitude), ii) Floresta Seca entre 500 e 700 m de altitude, e iii) Floresta Muito Seca/Floresta em altitudes mais baixas.

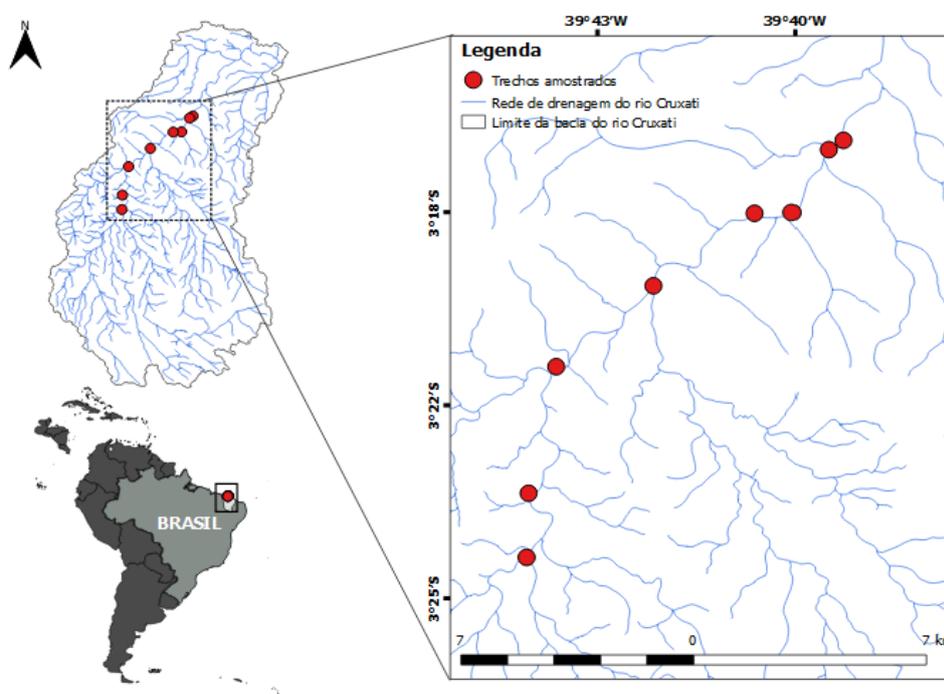


FIGURA 2 Mapa da área de estudo com localização dos trechos amostrados no rio Cruxati, Ceará, Brasil.

3.2.2 Desenho amostral

Devido à dinâmica hidrológica dos rios intermitentes do semiárido brasileiro, (ver Maltchik & Medeiros, 2006), dividimos o ciclo hidrológico em três fases: (i) seca (Julho-Novembro), quando os fluxos de água cessam e o leito do rio é fragmentado em poças caracterizando a fase mais longa do ciclo hidrológico, pode durar até seis meses, (ii) reenchimento (Dezembro-Fevereiro), quando poças remanescentes iniciam o reenchimento no início da estação chuvosa, e (iii) cheia, (Março-Junho), período de fluxo superficial contínuo dos rios após chuvas torrenciais. O período de duração das fases hidrológicas é variável (dois a seis meses), para isso amostramos o dobro de vezes durante a fase seca, por ser a fase mais longa do ciclo hidrológico (Figura 3). No total, amostramos dezessete vezes entre junho de 2016 e junho de 2018 (quatro amostras durante a fase cheia, oito amostras durante a seca e cinco amostras durante a reenchimento).

Realizamos a amostragem no Rio Cruxati em oito pontos de amostragem (Figura 2) com extensão de 250m cada, em um trecho de 23 km da porção interditária do rio (Material Suplementar Tabela S2). Em cada ponto de amostragem foram realizadas três subamostras por poça durante a fase seca e reenchimento e dez subamostras, 25m equidistantes, durante a fase cheia (fluxo corrente) (Figura 2). Para cada subamostra, obtivemos dados físico-químicos (temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade, pH, turbidez e salinidade) e ambientais (estrutura do local e composição do substrato) (Taylor & Lienesch, 1995). Esses dados foram obtidos três vezes para posteriormente utilizar uma média para cada variável. Coletamos os dados físico-químicos com uma sonda multiparâmetro YSI Professional Plus 7000 e com o turbidímetro portátil Digimed AP2000. Na fase seca, o volume de cada poça foi obtido pela multiplicação do comprimento, largura média e profundidade (Hauer & Lamberti, 2011).

Os peixes foram amostrados usando redes de arrasto (3,5 x 2,5 m, malha 5 mm), tarrafas (2 m de altura, malha 15 mm) e puçá (30 cm de diâmetro, 15 cm de profundidade malha de 5 mm). Em cada subamostra, as redes foram passadas duas vezes, e em locais inacessíveis para a rede de arrasto foi utilizada tarrafa e puçá. Após a captura, os peixes foram mantidos vivos em uma caixa coberta com tela de 3mm e imersos na água do rio. Em seguida, os peixes foram identificados, contados e devolvidos à água.

3.2.3 Variáveis preditoras

Definimos dois conjuntos de variáveis preditoras para a estrutura da metacomunidade: as variáveis ambientais e distâncias espaciais. Para as variáveis ambientais, testamos a multicolinearidade das médias das variáveis químicas e físicas com a análise do

fator de inflação da variância (VIF). Primeiro, transformamos as variáveis ambientais pela função *scale* no R (R Development Core Team, 2017), onde cada coluna é centralizada e escalonada subtraindo a média de cada valor e dividindo o resultado pelo desvio padrão. Em seguida, removemos as variáveis com valores $VIF > 10$ da matriz de dados (Legendre & Legendre, 1998). Utilizamos dos dados de mesohabitats e substratos para calcular o índice de diversidade de Simpson para estas duas variáveis.

Obtivemos variáveis espaciais através das coordenadas geográficas das poças (fase seca e reenchimento) e trechos de rios correntes (fase cheia). Utilizamos as coordenadas para construir mapas de autovetores de Moran (MEM). Os autovetores com autovalores elevados estão associados a grandes escalas espaciais e limitação de dispersão, enquanto os autovetores com autovalores baixos estão associados a escalas espaciais finas e efeito de massa (Griffith & Peres-Neto, 2006). Além disso, os autovetores MEM podem ser selecionados pelos coeficientes I de Moran para controle de autocorrelação espacial. Se o vetor próprio de Moran tiver $p < 0,05$, espera-se autocorrelação positiva (Blanchet et al., 2011). Executamos a análise de mapas de autovetores de Moran's usando a função *create.MEM.model* (Declerck et al., 2011).

3.2.4 Análise de dados

3.2.4.1 Elementos de estrutura de metacomunidades

Primeiro realizamos uma Análise de Média Recíproca (análise de correspondência - CA) para cada amostragem usando uma matriz de presença e ausência de espécies das poças e/ou rio corrente e uma matriz de variáveis abióticas. Utilizamos o primeiro eixo da CA para ordenar a matriz de presença e ausência das espécies por local. Cada matriz reordenada foi utilizada para analisar os elementos de estrutura de metacomunidades (EEM), *coerência*, *turnover* e *boundary clumping*, de acordo com Leibold & Mikkelsen (2002) e Presley, Higgins & Willig (2010). A *coerência* reflete o grau em que as espécies respondem ao mesmo gradiente ambiental; o *turnover* representa como a composição de espécies muda entre localidades ao longo do gradiente enquanto *boundary clumping* mede o grau em que os limites de distribuição das espécies ocorrem juntos (Leibold & Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010).

Analisamos os EEM em cada amostragem (17) com objetivo de determinar a variação dos EEM nas fases seca, reenchimento e cheia. Primeiro, utilizamos todo o conjunto de espécies (que incluiu espécies nativas, exóticas e raras), em seguida analisamos apenas o

conjunto nativo de espécies (excluindo espécies exóticas e raras) para cada conjunto de dados em cada amostragem. Este processo resultou em 34 análises de EEM (17 amostragens x 2 níveis de assembleias). Optamos por manter as espécies raras na matriz de dados porque poderia levar a resultados não naturais, uma vez que estas espécies são comuns em ecossistemas intermitentes (Heino et al., 2015a). Além disso, estudos têm mostrado pouco efeito da remoção de espécies raras em sobre os principais padrões encontrados pelas análises EEMs (Heino et al., 2015b). Por outro lado, numa análise em separado, removemos as espécies raras (abundância regional <5% e/ou espécies que ocorreram apenas em um local) e exóticas das análises a fim de reduzir possíveis efeitos desproporcionais nos resultados (Presley et al., 2010). No total, foram utilizadas 22 espécies, sete raras, uma exótica e 14 nativas (Material Suplementar Tabela S2). Realizamos a análise dos EEM no ambiente R (R Core Team, 2016) versão 3.6.1 usando o pacote *metacom* (Dallas, 2014). Testamos a significância estatística dos EEM utilizando o modelo nulo *r1* com 999 permutações e $\alpha = 0,05$ (Gotelli, 2000; Ulrich et al., 2009). Optamos por este modelo por ser mais adequado ao nosso conjunto de dados em função do tamanho (reduzido) da matriz de dados. As matrizes nulas foram geradas utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2013). Uma descrição detalhada do cálculo dos EEM e interpretação dos resultados para determinar os padrões idealizados que melhor se ajustam à metacomunidade podem ser consultadas no Material Suplementar S3.

Delimitação amostral e análise de dados

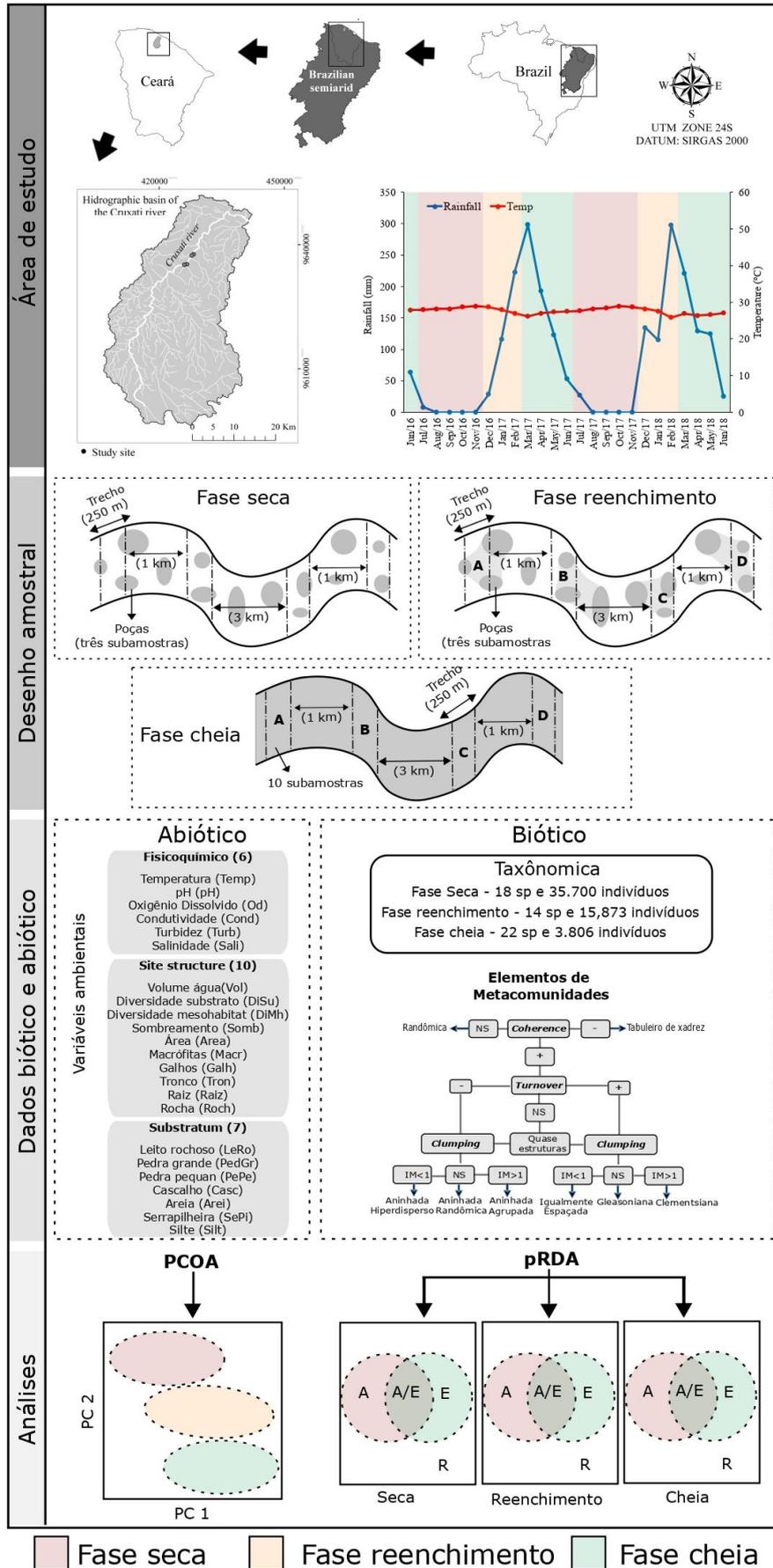


FIGURA 3 Delineamento amostral e análise de dados para determinação da estrutura de metacomunidades de peixes e seus mecanismos subjacentes em um rio intermitente do semiárido brasileiro (Rio Cruxati, Ceará, Brasil). Adaptado Gonçalves-Silva et al. (2022).

3.2.4.2 Aninhamento

Determinamos o aninhamento através da métrica NODF (*Nestedness metric based on Overlap and Decreasing fill*). Essa métrica produz valores em intervalos de 0 a 100, onde 0 indica ausência de aninhamento e 100 o aninhamento perfeito (Almeida-Neto et al., 2008; Ulrich et al., 2009). Antes da análise, geramos matrizes de incidência (presença/ausência de espécies para cada período de amostragem) ordenando os sites (locais) em linhas e a ocorrência de espécies em colunas. Simulamos 999 matrizes aleatórias através do modelo nulo fixo-proporcional ($r1$), que mantêm fixa a ocorrência das espécies, mas a ocorrência dos sites (locais) equiprováveis, para obtenção do NODF esperado (média) e comparamos com o valor do NODF observado (empírico). Utilizamos esta métrica para verificar a acurácia do aninhamento dada a existência de algumas críticas em relação à abordagem dos EEM como ferramenta para determinar padrões de metacomunidades (ver as críticas em Presley et al., 2009; Ulrich & Gotelli, 2012; Dallas et al., 2016; Alves et al., 2020). Executamos a análise de NODF usando a função *oecosimu* (Oksanen & Solymos, 2019) do pacote *vegan* no ambiente R (versão 3.6.1).

3.2.4.3 Particionamento de variância

Investigamos a importância relativa das variáveis ambientais e espaciais para a estruturação da metacomunidade a partir de uma análise de redundância parcial (pRDA) (Legendre & Legendre, 1998; Peres-Neto et al., 2006), utilizando dados transformados por Hellinger (Borcard et al., 1992; Legendre & Gallagher, 2001). Nessa abordagem, é possível quantificar o poder explicativo apenas das variáveis ambientais [A], apenas das variáveis espaciais [E], da combinação variáveis ambientais e espaciais [A|E] e fatores residuais [R] não explicado pelo ambiente, espaço e interação entre ambos. As variáveis locais e espaciais incluídas na pRDA foram definidas por seleção direta com base nas permutações de Monte Carlo ($p < 0,05$). Este procedimento foi aplicado para cada evento de amostragem para definir como os padrões de metacomunidade estão relacionados com gradientes ambientais e espaciais ao longo dos ciclos hidrológicos. Ambos os métodos (pRDA e EEM) permitem testar padrões esperados resultantes da filtragem ambiental. Entretanto, a pRDA permite avaliar o papel da dispersão e dos gradientes ambientais, enquanto a análise da estrutura da

metacomunidade permite uma compreensão de como a filtragem ambiental ocorre e se nenhum padrão difere do esperado ao acaso (Meynard et al., 2013). Aqui, executamos a pRDA através da função *varpart* do pacote *vegan*.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Elementos de estrutura de metacomunidade

Coletamos 22 espécies de peixes distribuídas em 12 famílias e cinco ordens. Destas, seis espécies são raras (abundância <5%) e uma é exótica (Material suplementar Tabela S3). A análise de EEM indicou três padrões de estrutura de metacomunidades (distribuição randômica, aninhada e quase-aninhada) ao longo das diferentes fases (cheia, seca e reenchimento) do ciclo hidrológico (Tabelas 1). Não houve variação da estrutura da metacomunidade entre os dois níveis de assembleias (conjunto total e conjunto nativo de espécies) (Tabelas 1 e 2). O aninhamento foi o padrão de melhor ajuste durante a fase de seca e reenchimento, enquanto a distribuição randômica ajustou-se melhor durante a fase de cheia (Tabela 1). A estrutura de metacomunidade do tipo Q-aninhada foi mais comumente observada durante a fase de reenchimento das poças (Tabelas 1 e 2). O aninhamento repetiu-se em 14 das 34 análises (considerando os dois níveis de assembleias) enquanto a distribuição randômica repetiu-se em 15 das 34 análises sugerindo que a estrutura da metacomunidade variou pouco ao longo do tempo.

A maioria das metacomunidades (21 das 34 análises) apresentaram coerência positiva, *e.g.*, número de ausências embutidas, (EAb) menor que o esperado ao acaso, $p > 0,05$ (Tabelas 1 e 2) nas três fases do ciclo hidrológico indicando que as metacomunidades são estruturadas em função dos gradientes ambientais analisados. A maioria das metacomunidades (28 das 34 análises) apresentou *turnover* negativo *e.g.*, número de substituição de espécies na comunidade (Re), menor que o esperado ao acaso, $p < 0,05$, (Tabelas 1 e 2). A alta frequência de *turnover* negativo indica que a estruturação da maioria dessas metacomunidades foram controladas pela perda (extinção) de espécies e não pela substituição (*turnover* positivo). Por outro lado, o *turnover* não significativo (onde Re não difere do acaso), embora pouco frequente (5 de 34), indicou que as metacomunidades de peixes não seguiram exclusivamente uma estrutura de substituição de espécies. O *clumping* predominantemente positivo (índice de Morisita maior que 1, $p < 0,05$) e o *turnover* negativo sugere que o aninhamento das metacomunidades ocorre por meio da perda agrupada de espécies (Tabelas 1 e 2). Neste caso, não correu uma extinção aleatória de espécies, mas foram perdidos grupos específicos de

espécies, principalmente durante a fase de seca. A extinção aleatória de espécies foi pouco frequente (7 de 34 análises) e ocorreu principalmente durante a fase de enchimento (Tabelas 1 e 2).

3.3.2 Aninhamento

A análise geral de NODF reforçou o aninhamento como principal padrão de estrutura da metacomunidades de peixes ao longo dos três anos de estudo independente da fase do ciclo hidrológico do rio (Figura 4, Material Suplementar Figura S1). Os altos valores de NODF (Material Suplementar Tabelas S4 e S5) sugerem que, no geral, as metacomunidades possuem estrutura altamente aninhadas. Estes resultados foram consistentes, em parte, com aqueles obtidos através da abordagem dos EEM (ver Tabelas 1 e 2).

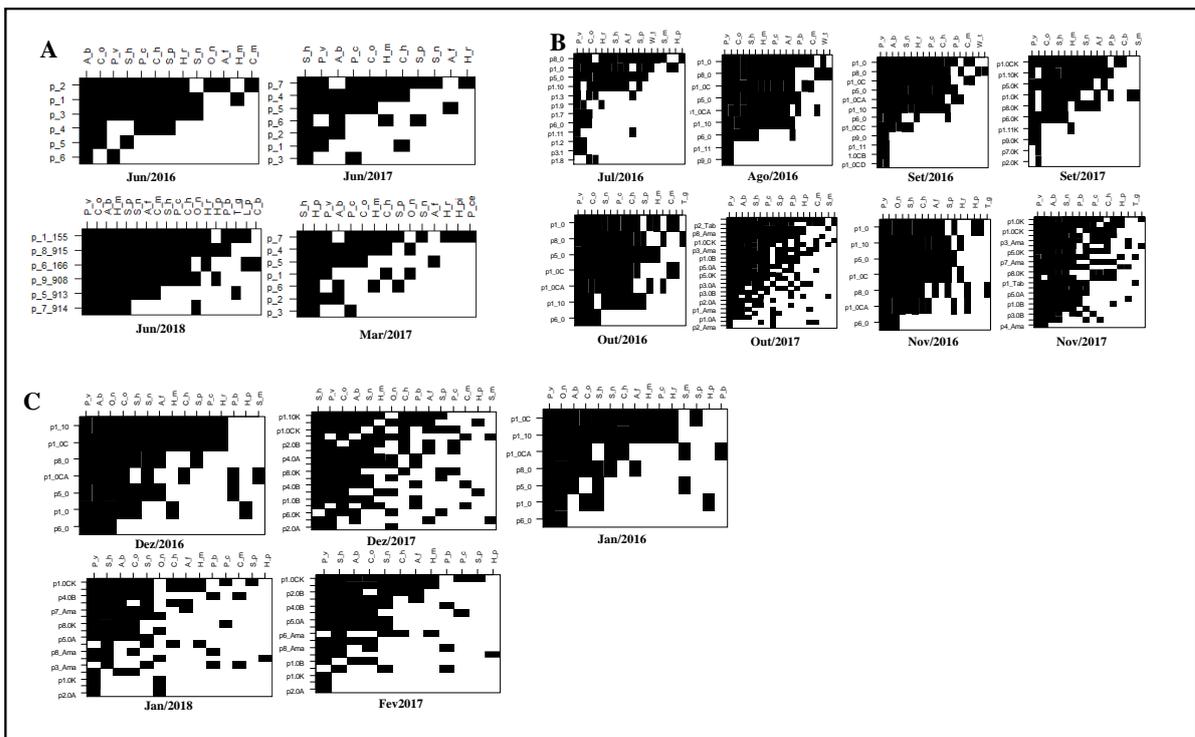


FIGURA 4 Padrões de estrutura das metacomunidades de peixes obtidos através da análise de NODF. Aqui estão inclusos o conjunto nativo de espécies (removendo espécies raras e exóticas). Espécies estão em y e os habitats em x. A = Fase de cheia, B, fase de seca e C = fase de enchimento

3.3.3 Determinantes da estrutura de metacomunidade

Os dados obtidos pelo particionamento de variância (pRDA) indicam que as contribuições relativas das variáveis ambientais [A], espaciais [E] e a combinação de ambas [A | E] contribuiriam significativamente para a estruturação das metacomunidades de peixes ao

longo do tempo (Tabelas 3 e 4, Figura 5a e 5b). O efeito dos preditores ambientais foi mais significativo durante a estação de seca, onde os filtros ambientais têm maior atuação na determinação da permanência ou extinção local das espécies dentro das poças (Tabelas 3 e 4). Os efeitos do espaço, embora pouco expressivos ao longo do tempo, foram maiores durante fase de reenchimento e cheia do rio (Figuras 5a e 5b).

O efeito das variáveis preditoras se mantiveram estáveis nos dois níveis de assembleias (conjunto total e conjunto nativo de espécies), (Tabelas 3 e 4). As variáveis selecionadas pelo método *forward selection* sugerem que, durante a cheia, o volume, temperatura e diversidade de mesohabitats foram as variáveis mais importantes para estruturação das metacomunidades (variáveis que mais se repetiram no modelo de seleção de variáveis). Por outro lado, na estação seca (poças), houve maior seleção de variáveis e pelo menos cinco variáveis ambientais se repetiram com mais frequência: oxigênio dissolvido, condutividade, temperatura, turbidez e pH. No geral, as variáveis ambientais que mais mudaram foram a condutividade (água predominantemente salina e com alta condutividades nas fases seca e reenchimento), diversidade de substrato e volume (Material Suplementar Tabela S6).

TABELA 1 Resultado das análises dos EEM do conjunto total de espécies (incluindo espécies nativas, raras, exóticas com abundância >5%) para cada fase amostrada

Fase amostrada	<i>Coherence</i>				<i>Species turnover</i>				<i>Boundary clumping</i>				<i>Interpretação</i>					
	Abs	<i>Coh z</i>	<i>p</i>	Mean	SD	Re	<i>Tur z</i>	<i>p</i>	Mean	SD	I	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>Coherence</i>	<i>Turnover</i>	<i>Clumping</i>	Estrutura melhor ajustada	
Cheia	Jun/2016	16	1.68	0.092	10	3	15	-2.41	0.016	57	17	1.30	0.230	-	NS	Negativo	NS+	Randômica
	Mar/2017	12	-0.94	0.348	15	3	35	-2.37	0.018	94	25	0.83	0.522	4	NS	Negativo	NS-	Randômica
	Jun/2017	7	-1.96	0.050	12	2	78	-0.55	0.579	88	19	1.81	0.034	4	Positiva	NS-	Positivo	Q-Aninhada#
	Jun/2018	9	-1.21	0.226	12	3	45	-2.31	0.021	111	28	0.80	0.022	3	NS	Negativo	Negativo	Randômica
Seca	Jul/2016	21	-3.22	0.001	50	9	53	-4.77	0.000	378	68	2.81	0.000	9	Positiva	Negativo	Positivo	Aninhada*
	Ago/2016	8	-3.37	0.001	25	5	4	-3.97	0.000	159	39	1.24	0.125	6	Positiva	Negativo	NS+	Aninhada#
	Set/2016	12	-4.44	0.000	43	7	17	-4.41	0.000	306	66	1.25	0.163	9	Positiva	Negativo	NS+	Aninhada#
	Set/2017	17	-2.35	0.019	34	7	198	-0.92	0.358	243	49	1.39	0.045	7	Positiva	NS-	Positivo	Q- Aninhada*
	Oot/2016	14	-0.60	0.549	16	4	62	-2.52	0.012	134	29	1.00	0.406	4	NS	Negativo	NS+	Randômica
	Out/2017	118	-1.93	0.054	138	11	1099	-3.01	0.003	1699	199	4.09	0.000	23	Positiva	Negativo	Positivo	Aninhada*
	Nov/2016	16	-0.25	0.800	17	4	81	-2.31	0.021	164	36	0.95	0.554	4	NS	Negativo	NS-	Randômica
	Nov/2017	65	-2.25	0.024	85	9	972	-2.98	0.003	1464	165	0.49	0.145	18	Positiva	Negativo	NS-	Aninhada#
Reenchimento	Dez/2016	14	-1.24	0.216	19	4	62	-2.65	0.008	148	33	0.97	0.563	4	NS	Negativo	NS-	Randômica
	Dez/2017	65	-1.00	0.318	73	8	728	-2.35	0.019	1020	124	0.99	0.541	14	NS	Negativo	NS-	Randômica
	Jan/2017	8	-2.82	0.005	20	4	62	-2.95	0.003	164	35	1.27	0.151	4	Positiva	Negativo	NS+	Aninhada#
	Jan/2018	38	-3.36	0.001	68	9	668	-1.28	0.200	801	104	1.75	0.008	14	Positiva	NS-	Positivo	Q- Aninhada*
	Fev/2017	9	-2.10	0.036	17	4	92	-0.45	0.656	103	26	2.50	0.004	5	Positiva	NS-	Positivo	Q- Aninhada*

Nota: Abs = número de ausências embutidas na matriz ordenada pelo primeiro eixo de uma CA, Coh z = z-valor da coerência, p = valor de probabilidades, Mean = média da matriz nula simulada (999 iterações através do modelo nulo r1), SD = desvio padrão da matriz nula simulada, Re, número de substituições de espécies (turnover), Tur z, z-valor do turnover, I = índice de Morisita, Q = quase. * Perda de espécies agrupada, # perda de espécies randômica (sensu Presley et al., 2010).

TABELA 2 Resultado das análises dos EEM em níveis de assembleias nativas (incluindo apenas espécies nativa e com abundância relativa 5%)

Fase amostrada	Coherence					Species turnover				Boundary clumping				Interpretação				
	Abs	Coh z	p	Mean	SD	Re	Tur z	p	Mean	SD	I	p	df	Coherence	Turnover	Clumping	Estrutura melhor ajustada	
Cheia	Jun/2016	15	1.16	0.245	12	3	8	-2.50	0.012	43	14	1.50	0.250	NS	Negative	NS+	Randômica	
	Mar/2017	12	-0.93	0.354	15	3	35	-2.30	0.022	94	26	0.83	0.522	4.00	NS	Negative	NS-	Randômica
	Jun/2017	7	-1.31	0.191	10	2	45	-1.59	0.111	73	17	1.96	0.030	4.00	NS	NS-	Positivo	Randômica
	Jun/2018	2	-2.12	0.034	6	2	0	-2.44	0.015	28	12	1.00	0.392	3.00	Positive	Negative	NS+	Aninhada#
Seca	Jul/2016	15	-2.07	0.038	31	8	64	-3.21	0.001	208	45	2.31	0.003	9.00	Positive	Negative	Positivo	Aninhada*
	Ago/2016	2	-2.37	0.018	11	4	0	-3.14	0.002	64	20	1.88	0.011	6.00	Positive	Negative	Positivo	Aninhada *
	Set/2016	4	-2.78	0.005	22	7	0	-4.17	0.000	125	30	1.79	0.029	9.00	Positive	Negative	Positivo	Aninhada*
	Set/2017	15	-0.03	0.975	15	4	43	-2.20	0.028	100	26	1.88	0.001	5.00	NS	Negative	Positivo	Randômica
	Out/2016	4	-2.67	0.008	11	3	22	-2.36	0.018	71	21	2.00	0.007	4.00	Positive	Negative	Positivo	Aninhada *
	Out/2017	53	-3.69	0.000	81	8	212	-7.07	<0.001	1062	120	4.57	0.000	23.00	Positive	Negative	Positivo	Aninhada *
	Nov/2016	12	0.06	0.955	12	4	28	-2.57	0.010	82	21	1.67	0.255	4.00	NS	Negative	NS+	Randômica
	Nov/2017	41	-2.97	0.003	60	6	836	-1.36	0.173	922	63	0.68	0.390	18.00	Positive	NS-	NS-	Q- Aninhada#
Reenchimento	Dez/2016	12	-0.90	0.367	15	3	40	-2.50	0.012	108	27	0.89	0.483	4.00	NS	Negative	NS-	Randômica
	Dez/2017	50	-1.28	0.201	59	7	539	-1.97	0.049	756	110	1.15	0.323	14.00	NS	Negative	NS+	Randômica
	Jan/2017	8	-1.80	0.072	15	4	31	-2.81	0.005	104	26	0.97	0.563	4.00	NS	Negative	NS-	Randômica
	Jan/2018	31	-3.23	0.001	59	9	320	-3.28	0.001	707	118	2.65	0.000	14.00	Positive	Negative	Positivo	Aninhada*
	Fev/2017	2	-2.29	0.022	10	4	2	-2.71	0.007	39	14	1.14	0.320	5.00	Positive	Negative	NS+	Aninhada#

Nota: Abs = número de ausências embutidas na matriz ordenada pelo primeiro eixo de um CA, Coh z = z-valor da coerência, p = valor de probabilidades, Mean = média da matriz nula simulada (999 iterações através do modelo nulo r1), SD = desvio padrão da matriz nula simulada, Re, número de substituições de espécies (turnover), Tur z = z-valor do turnover, I = índice de Morisita, Q = quse. * Perda de espécies agrupada, #perda de espécies randômica (sensu Presley et al., 2010).

TABELA 3 Resultados do particionamento de variância do conjunto total de espécies (incluindo espécies nativas, raras, exóticas com abundância >5%) mostrando a variação explicada (R^2 ajustado) dos padrões de estruturas de meta comunidades de peixes para cada grupo de variáveis. [A] corresponde às variáveis ambientais, [E] corresponde às variáveis espaciais, [A | E] corresponde à combinação das variáveis ambientais e espaciais e R corresponde ao resíduo

Fase hidrológica		R ² Ajustado				Variáveis selecionadas pelo modelo de seleção de Variáveis	
		[A]	[E]	[A E]	[R]	Ambiente	Espaço
Cheia	Jun/2016	0.15	0	0	0.869	Tem	AEM 1
	Mar/2017	0.08	0	0	0.968	Vol	AEM1, AEM2
	Jun/2017	0.182	0.143	0	0.751	DiMh	AEM1, AEM2
	Jun/2018	0	0	0.067	1.037	Tem	AEM1
Seca	Jul/2016	0.089	0	0	0.808	Od	AEM1, AEM2
	Ago/2016	0.142	0	0	0.957	pH	AEM1
	Set/2016	0.506	0.037	0	0.459	Vol, Tur	AEM1, AEM2
	Sey/2017	0.369	0	0.055	0.731	Od, Vol, Con	AEM1, AEM2
	Out/2016	0.59	0.004	0	0.479	Cond, Tur	AEM1
	Out/2017	0.119	0.091	0.073	0.717	Con, pH	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4, AEM5, AEM6
	Nov/2016	0.64	0.105	0	0.361	Turb, Vol	AEM1
	Nov/2017	0.18	0.122	0	0.704	Cond, pH	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4, AEM5
Reenchimento	Dez/2016	0.137	0.009	0	0.859	Tem	AEM1
	Dez/2017	0.401	0.041	0	0.645	Cond, Temp, DiMh	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4, AEM5
	Jan/2017	0.257	0	0	0.847	Tem	AEM1
	Jan/2018	0.275	0	0.093	0.713	Cond, Tem	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4, AEM5
	Feb/2017	0.399	0	0.045	0.709	Vol, Od, DiSu	AEM1

Nota: Tem = temperatura da água, Od = oxigênio dissolvido, Cond = condutividade, Vol = volume, Turb = turbidez, DiMh = diversidade de meso-habitat e AEM = Mapas de autovetores próprios assimétricos.

TABELA 4 Resultados do particionamento de variância do conjunto nativo de espécies (incluindo apenas espécies nativa e com abundância relativa 5%) mostrando a variação explicada (R^2 ajustado) dos padrões de estruturas de meta comunidades de peixes para cada grupo de variáveis. [A] corresponde às variáveis ambientais, [E] corresponde às variáveis espaciais, [A | E] corresponde à combinação das variáveis ambientais e espaciais e R corresponde ao resíduo

Fase hidrológica		R ² Ajustado				Variáveis selecionadas pelo modelo de seleção de Variáveis	
		[A]	[E]	[A E]	[R]	Ambiente	Espaço
Cheia	Jun/2016	0.151	0.000	0.000	0.868	Temp	AEM 1
	Mar/2017	0.140	0.000	0.023	0.906	Turb	AEM1
	Jun/2017	0.182	0.143	0.000	0.751	DiMh	AEM1, AEM2

	Jun/2018	0.089	0.041	0.000	0.902	Temp, Vol	AEM1
	Jul/2016	0.148	0.000	0.125	0.764	Turb, Od	AEM1, AEM2
	Ago/2016	0.313	0.247	0.000	0.797	pH	AEM1
	Set/2016	0.449	0.078	0.057	0.530	Vol, Tur, Temp	AEM1, AEM2
Seca	Set/2017	0.763	0.000	0.000	0.343	DiMh, Turb	AEM1, AEM2
	Out/2016	0.611	0.000	0.000	0.522	Turb, Con	AEM1
	Out/2017	0.276	0.044	0.000	0.743	Cond, pH	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4, AEM5
	Nov/2016	0.671	0.116	0.000	0.327	Turb, Vol, Od	AEM1
	Nov/2017	0.171	0.151	0.001	0.678	Cond	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4
Reenchimento	Dec/2016	0.138	0.010	0.000	0.860	Temp	AEM1
	Dec/2017	0.441	0.081	0.000	0.588	Cond,Temp,DiMh	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4, AEM5
	Jan/2017	0.252	0.000	0.000	0.820	Temp	AEM1
	Jan/2018	0.311	0.000	0.060	0.640	Cond, Od	AEM1, AEM2, AEM3, AEM4
	Feb/2017	0.410	0.000	0.062	0.689	Vol, Od, DiSu	AEM1

Nota: Tem = temperatura da água, Od = oxigênio dissolvido, Cond = condutividade, Vol = volume, Turb = turbidez, DiMh = diversidade de meso-habitat, DiSu = diversidade de substrato e AEM = Mapas de autovetores próprios assimétricos

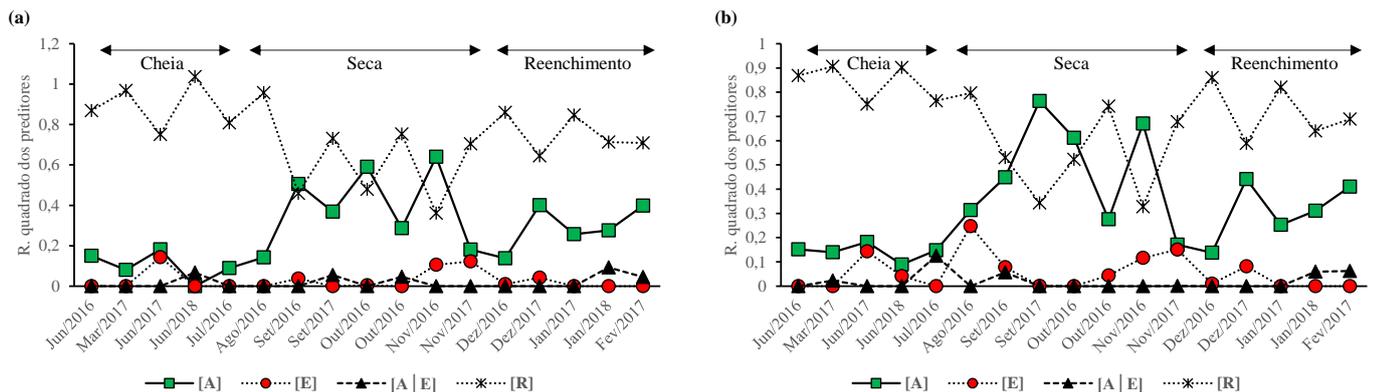


FIGURA 5 Contribuição dos preditores ambientais e espaciais sobre a estruturação da metacomunidade. (a) = conjunto total de espécies (nativas, exóticas e raras), (b) = conjunto nativo de espécies.

Nota: [E] = fração de variação explicada unicamente pelo Ambiente, [S] = fração de variação explicada unicamente pelo espaço [E | S] = fração comum da variação compartilhada pelo ambiente e espaço, e [R] = variação residual

3.4 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que a estrutura da metacomunidade de peixes de rios intermitentes varia ao longo do tempo (distribuição randômica, aninhada e quase-aninhada) e das fases do ciclo hidrológico (seca, reenchimento e cheia). Verificamos a baixa reação da estruturação da metacomunidade nestes rios como as variáveis predictoras (ambiente o espaço).

Rios intermitentes são sistemas altamente dinâmicos onde a organização das metacomunidades pode variar ao longo do tempo em decorrência de alterações no habitat e composição de espécies (Datry et al., 2015). Entretanto, as alterações na distribuição de espécies nestes sistemas não conferem, necessariamente, mudanças à estrutura geral da metacomunidade (Fernandes et al., 2014). As diferentes estruturas de metacomunidades podem resultar da relação entre a distribuição das espécies e gradientes ambientais (Presley et al., 2010). Aqui, o gradiente ambiental mostrou-se fracamente relacionado com os elementos de estrutura de metacomunidades (*Coherence, turnover e Boundary clumping*) dada a alta variação residual mostrada nas análises (Figura 5). Nossos resultados corroboram com estudos recentes ao demonstrar variação temporal na estrutura da metacomunidade (Eros et al., 2014; Fernandes et al., 2014; Jabot et al., 2020). Em planícies de inundação sazonais, a estrutura de comunidades de peixes difere entre as fases inicial e tardia do período de inundação em resposta a uma mudança na importância da conectividade versus condições ambientais locais na estruturação das comunidades locais (Fernandes et al., 2014). Nossos resultados reforçam que estes padrões podem ser observados também em rios intermitentes.

O padrão estrutural que melhor se adapta a determinada metacomunidade depende do grupo de espécies em estudo, uma vez que a capacidade de dispersão e tolerância ambiental varia entre grupos taxonômicos (Presley et al., 2012). Rios do semiárido brasileiro geralmente são barrados artificialmente para captação de água e estas barragens podem atuar como fontes de espécies para os sistemas naturais (Medeiros & Maltchik, 2006). Aqui, a barragem mais próxima fica a ~16 km de distância dos locais de amostragem e considerando a capacidade de dispersão por peixes, o movimento das espécies a partir das barragens não deve ter afetado a estruturação das metacomunidades. Dentre as 22 espécies estudadas, apenas duas têm hábitos migratórios (*Steindachnerina notonota* e *Prochilodus brevis*), enquanto as demais têm potencial para movimentos curtos (20-50 m), ou deslocamento limitado a ~2 km (*i.e.*, Mazzoni et al., 2018). Não houve diferença nos padrões de estrutura de metacomunidades entre dois níveis de assembleia (conjunto nativo e conjunto total de espécies), indicando a presença das espécies raras não afeta a estruturação da metacomunidade. Estudos recentes têm demonstrado que a remoção ou inclusão das espécies raras tem pouco efeitos sobre os principais padrões encontrados pelas análises EEM (Heino et al., 2015b).

Aqui, os resultados sustentam nossa hipótese de que o aninhamento seria o tipo de estrutura que melhor se ajusta à metacomunidades de peixes durante a estação seca nos sistemas intermitentes enquanto a distribuição randômica seria melhor ajustada durante a cheia. O aninhamento em rios intermitentes pode ser explicado por duas hipóteses não

mutuamente excludentes: hipótese da limitação de dispersão (Albanese, Angermeier & Peterson, 2009) e hipótese da tolerância ambiental (Schlosser, 1990; Taylor & Warren, 2001). O modelo conceitual de Larned et al. (2010) integra ambas as hipóteses ao sugerir que o aninhamento longitudinal entre os habitats de rios conectados é causado pela limitação da dispersão e o aninhamento temporal dentro dos habitats durante a secagem dos fluxos é causado por diferenças entre espécies na tolerância ambiental. Embora haja pouca evidência empírica para este modelo de distribuição, estudos posteriores têm corroborado esta proposta (Datry et al., 2014; Vardakas et al., 2020). Os padrões de metacomunidades podem ser consistentes e previsíveis com base em diferenças regionais em grandes extensões espaciais (Henriques-Silva et al., 2013; Meynard et al., 2013). Em ambientes com condições ambientais severas é esperado que distribuições de espécies de peixes sejam consistentes com padrões aninhados devido à falta das adaptações fisiológicas necessárias para sobreviver neste ambiente hostil (Henriques-Silva et al., 2013; Datry et al., 2014).

A coerência das metacomunidades ao longo dos três anos de estudos sugere uma resposta semelhante das espécies a um mesmo conjunto de gradientes ambientais. Por outro lado, o predomínio de *turnover* negativo (número de substituição de espécies na comunidade, Re , menor que o esperado ao acaso) ao longo do ciclo hidrológico indica a perda de espécies como fator determinantes na estruturação das metacomunidades em detrimento da substituição de espécies. O *turnover* é o principal motivo de críticas ao uso da técnica de EEM para detecção de padrões de metacomunidades, uma vez que *turnover* negativo e aninhamento não, necessariamente, são mutuamente excludentes (Presley et al., 2010; Ulrich & Gotelli, 2013). Por isso, aqui utilizamos a métrica de NODF para calcular o aninhamento como alternativa aos EEM e verificamos preponderância do aninhamento através métrica o NODF, que usa uma abordagem diferente da técnica de EEM (Material Suplementar Tabela S4 e S5).

Numa distribuição aninhada, as espécies podem ser perdidas de forma contínua, aleatória ou agrupada. Aqui observamos que, no início da estação seca (início da desconexão dos fluxos do rio e formação das poças (ver Figura 6a, b, c e d), ocorre uma perda agrupada de espécies ($I > 1$), seguida por uma perda aleatória ($I = NS$), quando as poças atingem a “estabilidade hidrológica” e uma nova perda agrupada ($I > 1$) nos estágios finais de existência das poças (Tabela 1 e 2). O padrão de perda de espécies agrupadas sugere que as espécies têm tolerâncias comuns ao gradiente ambiental representado pela análise de correspondência (Presley et al., 2010). Aqui, observamos variações no padrão de extinção das espécies em nosso sistema de estudos durante as diferentes fases do ciclo hidrológico. Durante a seca, espécies menos abundantes *e.g.*, *Hemigrammus rodwayi*, *Trachelyopterus galeatus*, *Awaous*

tajasica e *Characidium bimaculatum* (Material Suplementar Tabela S3) foram extintas localmente, nas poças, nos dois primeiros meses após a desconexão dos fluxos. Por outro lado, espécies abundantes e amplamente distribuídas (e.g. *Poecilia vivipara*, *Astyanax aff. bimaculatus* e *Serrapinnus heterodon*) permaneceram nas poças permanentes até a reconexão dos fluxos.

Em nosso sistema de estudo, após cessarem os fluxos, as poças formadas podem permanecer com água por tempo indeterminado. À medida que essas poças encolhem, o aumento do estresse ambiental e o aumento das interações bióticas aliado à limitação de dispersão podem ser as principais causas da extinção local das espécies menos adaptadas (Medeiros & Maltchik, 2001b; Medeiros & Maltchik, 2001b; Maltchik & Florin, 2002; Melo & Medeiros, 2013). Este processo pode selecionar um conjunto de espécies semelhantes nas poças restantes, o que leva ao aninhamento das assembleias de peixes via extinção agrupada (Steward et al., 2011; Datry et al., 2014). A ictiofauna típica dos rios intermitentes do nordeste brasileiro está em sua maioria adaptada às condições semiáridas. Estes peixes simbolizam a luta pela sobrevivência em ambientes hostis e podem representar modelos interessantes para o estudo da adaptação às mudanças climáticas (Lima et al., 2017).

As poças temporárias e permanentes dos rios intermitentes têm papel fundamental como refúgio para organismos aquáticos e semiaquáticos (Datry et al., 2014; Acuña et al., 2014). Nos rios do semiárido brasileiro, onde os fluxos permanecem desconectados na maior parte do ano, as poças permanentes no leito seco dos rios (Figura 6c) atuam como único refúgio para muitas espécies de peixes, sobretudo aquelas que não se adaptam nos reservatórios artificiais (açudes) que têm integrado a paisagem do semiárido nos últimos 100 anos (Maltchick & Medeiros, 2006; Costa et al., 2017).



FIGURA 6. Dinâmica de seca e cheia rio Cruxati ao longo de um ciclo hidrológico. *Nota:* A, fluxo superficial contínuo, B, poça recém-formada ~ um mês após desconexão dos fluxos, C, três meses após desconexão dos fluxos e D, poça seis meses após a desconexão dos fluxos.

Estudos recentes têm demonstrado poucas variações na estrutura de metacomunidade em diferentes níveis (com e sem espécies raras e exóticas) *e.g.* Eros et al. (2013), Fernandes et al. (2014) e Bispo et al. (2017). A distribuição randômica verificada neste trabalho ocorre quando as espécies da metacomunidade não respondem ao mesmo gradiente ambiental (Tabelas 1 e 2), *i.e.*, tem a distribuição aleatória (Leibold & Mikkelsen, 2002). Metacomunidades com coerência positiva e *turnover* não significativa têm uma estrutura não aleatória (ou seja, quase-estruturas) (Presley et al., 2010). Estas quase-estruturas de metacomunidades podem emergir devido às forças estruturantes mais fracas do que aquelas que efetuam padrões idealizados (*e.g.* Clementsiana e Gleasoniana) onde o *turnover* é significativamente positivo (Presley et al., 2010; Heino et al., 2016). Neste estudo, estruturas quase-aninhada foram observadas, principalmente, na fase de reenchimento onde o início das precipitações chuvosas pode alterar as características físico-químicas dos habitats (ver Material Suplementar Tabela S6 e Figura S3). As quase-estruturas surgem quando o *turnover* geral do intervalo não é distinguível da aleatoriedade e indicam fatores estruturantes mais fracos do que em estruturas regulares (Presley et al., 2010).

A importância de preditores ambientais e espaciais sobre a estruturação da metacomunidade variou entre as fases hidrológicas do rio. As variáveis ambientais apresentaram menor poder de explicação sobre a estruturação das metacomunidades durante os meses de junho de 2016, março e junho de 2017 e junho de 2018, meses nos quais o fluxo do rio estava conectado. O contrário foi observado nos meses predominantemente secos (Figuras 2a e 2b). Não houve um gradiente ambiental predominantemente correlacionado com as estruturas encontradas em todas as fases hidrológicas, no entanto, a temperatura, oxigênio dissolvido, volume, diversidade de mesohabitat e turbidez foram os gradientes que mais influenciaram os padrões encontrados (Tabela 2).

Ao longo do tempo de existência das poças, o gradiente ambiental deve aumentar com o aumento da extensão espacial, resultando em correlações mais fortes de composição de espécies entre os locais (Vetaas & Chaudhary, 1998; Soininen, 2014). Essa dinâmica pode mascarar o efeito ambiental, o que explicaria a baixa contribuição do ambiente em algumas amostragens durante a estação seca. Além disso, as variáveis ambientais *e.g.* físicas e químicas da água são sensíveis às precipitações pluviométricas que ocorrem de forma esporádica durante os meses de seca (Material Suplementar, Tabela S6). Estudos recentes têm evidenciado que a dinâmica das metacomunidades pode ser moldada por múltiplos processos ecológicos agindo em conjunto, com a filtragem ambiental sendo variável no espaço e no tempo (Fernandes et al., 2016; Jabot et al., 2020). A resposta da distribuição das espécies ao

gradiente ambiental sugere a importância de processos baseados em nichos na determinação da estrutura de metacomunidades (Eros et al., 2014).

O oxigênio dissolvido, pH, turbidez e volume alteraram-se frequentemente com as precipitações pluviométricas. Essas sensibilidades de alguns preditores ambientais às precipitações também pode explicar as oscilações na explicação dos preditores ambientais (Material Suplementar, Tabela S6). Em linhas gerais, estes resultados ampliam a compreensão sobre estruturação de comunidades aquáticas em sistemas intermitentes, evidencia a importância do ambiente na estruturação dessas metacomunidades e esclarece os efeitos do espaço. Além disso, este estudo mostra as variações na riqueza, diversidade, dominância e frequência de espécies ao longo dos ciclos hidrológicos de rios intermitentes, e como esses preditores variam em função dos gradientes ambientais. Mostramos que a estrutura da metacomunidade de peixes muda ao longo tempo, mas os descritores básicos da comunidade permanecem estáveis durante as respectivas etapas do ciclo hidrológico. Por fim, recomendamos que trabalhos futuros incorporem, além do aspecto taxonômico, informações sobre diversidade funcional das espécies para avaliação na estrutura funcional das metacomunidades de sistemas intermitentes.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Maria Rita Duarte pela elaboração do mapa (Figura 2) e à Milena Gonçalves pelas contribuições na elaboração da Figura 3. Ao Carlos Rodrigues-Filho pelas contribuições nas análises estatísticas e interpretação de dados. A equipe do Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Aquáticos – LEEA-UFC deve ser aqui reconhecida. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) que financiou a bolsa de Francisco Keilo Teixeira e ao CNPq – Nº 420617/2016-7 FUNCAP PNE-0112-00026.01.00/16, que financiaram as atividades de campo e laboratório.

3.5 MATERIAL SUPLEMENTAR

Material Suplementar Tabela S2 - Pontos amostrais e coordenadas geográficas do rio Cruxati.

Unidade amostral	Código/unidade amostral	Latitude	Longitude
Cheia	pw1	-3.27774	-39.6456
	pw2	-3.28064	-39.65
	pw3	-3.29976	-39.661
	pw4	-3.30001	-39.6722
	pw5	-3.32258	-39.7029
	pw6	-3.34777	-39.7324
	pw7	-3.38718	-39.7408
	pw8	-3.40714	-39.7414
Seca e Reenchimento	p1	-3.28096	-39.6478
	p1.0A	-3.29969	-39.6601
	p1.0B	-3.29972	-39.6619
	p1.0K	-3.28098	-39.6478
	p1.0CK	-3.28112	-39.6486
	p1.10	-3.2809	-39.6495
	p1.11	-3.28085	-39.6493
	p1.10K	-3.28092	-39.6494
	p1.2	-3.28109	-39.6479
	p1.3	-3.28117	-39.6483
	p1.7	-3.28092	-39.6492
	p1.8	-3.28122	-39.649
	p1.9	-3.28117	-39.6491
	p1_0	-3.28096	-39.6478
	p1_0C	-3.2811	-39.6489
	p1_0CA	-3.28117	-39.6493
	p1_0CC	-3.28113	-39.6486
	p1_0CD	-3.28116	-39.6491
	p1_11	-3.28093	-39.6492
	p1_10	-3.2809	-39.6495
	p1_Ama	-3.28003	-39.6466
	p2.0A	-3.29934	-39.6599
	p1_Tab	-3.40642	-39.7408
	p2_Ama	-3.28002	-39.6464
	p3.0A	-3.29921	-39.6596
	p2.0B	-3.3008	-39.6651
	p3.0B	-3.30062	-39.6656
p2_Tab	-3.40653	-39.7408	
p3.1	-3.28099	-39.6493	

p3_Ama	-3.27983	-39.6467
p4.0A	-3.29791	-39.6588
p4.0B	-3.30065	-39.6658
p3_Tab	-3.40695	-39.7414
p5_0	-3.2807	-39.6498
p4_Ama	-3.27948	-39.6463
p5_Ama	-3.27956	-39.6462
p5.0K	-3.28069	-39.6498
p5.0A	-3.29777	-39.6587
p8_0	-3.28078	-39.6501
p6_0	-3.28055	-39.6498
p6_Ama	-3.27888	-39.6458
p7_Ama	-3.2781	-39.6458
p6.0K	-3.28047	-39.6498
p8.0K	-3.28084	-39.6501
p9_0	-3.27999	-39.6507
1.0CB	-3.28098	-39.6492
p1.0K	-3.28098	-39.6478
p1.0CK	-3.28112	-39.6486
p1.10K	-3.28092	-39.6494
P8-Ama	-3.27776	-39.6457
p2.0K	-3.28094	-39.6485
p1.11K	-3.28094	-39.6491
p5.0K	-3.28069	-39.6498
p6.0K	-3.28047	-39.6498
p7.0K	-3.28065	-39.65
p8.0K	-3.28084	-39.6501
p9.0K	-3.27991	-39.6508

Material Suplementar Tabela S3. Lista de espécies coletadas com abundância e ocorrência (valores agrupados) ao longo dos três anos amostrados.

ORDEM/Família/Espécie	Código	F.O%	A.R%	AbM	CVAr	Voucher
CHARACIFORMES (13)						
Curimatidae (1)						
<i>Steindachnerina notonota</i> (Miranda Ribeiro, 1937)	S_n	100.0	4.12	98.42	2.27	UFRN 2642
Prochilodontidae (1)						
<i>Prochilodus brevis</i> Steindachner, 1875	P_b	75.0	0.64	15.42	3.37	UFRN 3530
Anostomidae (1)						
<i>Leporinus piau</i> Fowler, 1941*	L_p	6.25	0.01	0.16	4.75	UFRN 1421
Erythrinidae (1)						
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	H_m	93.8	0.53	12.58	1.53	UFRN 2582
Characidae (8)						
<i>Astyanax aff. bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	A_b	100.0	8.31	198.68	1.47	UFRN 1420

<i>Astyanax aff. fasciatus</i> (Cuvier 1819)	A_f	100.0	1.75	41.95	1.49	UFRN 1432
<i>Compsura heterura</i> (Eigenmann, 1915)	C_h	100.0	2.61	62.42	1.11	UFRN 1430
<i>Hemigrammus rodwayi</i> Durbin, 1909	H_r	81.3	0.94	22.47	1.74	UFRN 2562
<i>Phenacogaster calverti</i> (Fowler, 1941)	P_c	100.0	3.94	94.32	1.40	UFRN 2557
<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann 1915)	S_h	100.0	31.25	747.37	1.39	UFRN 1431
<i>Serrapinnus piaba</i> (Lütken, 1875)	S_p	93.8	1.77	42.26	1.65	UFRN 1429
<i>Hyphessobrycon piabinhas</i> Fowler, 1941*	H_pi	6.25	0.01	0.16	4.75	-
Crenuchidae (1)						
<i>Characidium bimaculatum</i> Fowler, 1941*	C-b	18.8	0.02	0.53	3.09	UFRN 1439
SILURIFORMES (3)						
Auchenipteridae (1)						
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766) *	T_g	52.3	0.07	1.68	2.62	UFRN 3531
Loricariidae (2)						
<i>Hypostomus cf. pularum</i> (Starks, 1913)	H_p	81.3	0.33	7.79	2.83	UFRN 2584
<i>Parotocinclus cearensis</i> Garavello, 1977*	P_ce	6.25	0.01	0.16	4.75	UFRN 1422
CYPRINODONTIFORMES (1)						
Poeciliidae (1)						
<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider, 1801	P_v	100.0	38.16	912.47	0.73	UFRN 1419
SYNBRANCHIFORMES (1)						
Synbranchidae (1)						
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795*	S_m	68.8	0.06	1.37	1.10	UFRN 3534
PERCIFORMES (4)						
Cichlidae (3)						
<i>Cichlasoma orientale</i> Kullander, 1983	C_o	100.0	2.40	57.37	1.21	UFRN 1426
<i>Crenicichla menezesi</i> Ploeg, 1991	C_m	75.0	0.12	2.84	1.93	UFRN 1442
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758) #	O_n	100.0	2.95	70.58	1.60	UFRN 2588
Gobiidae (1)						
<i>Awaous tajasica</i> (Lichtenstein, 1822)	A_t	18.8	0.01	0.26	2.68	UFPB 10028

Nota: A.R, abundância relativa, F.O, frequência de ocorrência, AbM, abundância média, CVr, coeficiente de variação abundância relativa, Voucher, número de tomo das espécies, * espécie rara, # espécie exótica.

Material Suplementar S3 - Descrição detalhada e análise dos elementos de estrutura de metacomunidades (EEM).

Determinamos a estrutura de metacomunidades de peixes através da abordagem dos elementos de estrutura de metacomunidade (EEM) originalmente proposto por Leibold & Mikkelsen (2002) e modificado por Presley, Higgins & Willig, (2010). A modificação análise dos EEM por Presley, Higgins & Willig (2010) inclui as quase-estruturas, ou seja, estruturas intermediárias alternativas para metacomunidades cujo *turnover* não seja significativamente positivo ou negativo.

Inicialmente, ordenamos as matrizes de local por espécies (presença-ausência) a partir do primeiro eixo de uma análise das médias recíprocas (análise de correspondência - CA) (Leibold & Mikkelsen, 2002). Este método de ordenação aproxima as espécies com distribuição semelhantes e locais com composição de espécies semelhantes na matriz de presença e ausência ordenada pela RA (Gauch, 1982). Utilizamos as matrizes ordenadas para calcular a *coherence, turnover and boundary clumping* (Leibold & Mikkelsen, 2002).

A coerência está relacionada ao nível de resposta das espécies a algum gradiente ambiental. A coerência baseia-se no número de ausências embutidas (interrupção na distribuição as espécies ou na composição dos locais) na matriz de distribuição de espécies ordenadas pela CA. Coerência negativa (mais ausências embutidas – EAbs na matriz empírica do que na distribuição nula) sugere distribuição em tabuleiro de damas (*checkerboard*) como padrão de melhor ajuste à metacomunidade. Coerência não significativa (EAbs não difere da distribuição nula) indica que a metacomunidade tem estrutura randômica, ou seja, espécies estão distribuídas aleatoriamente em relação aos gradientes observados (Leibold & Mikkelsen, 2002). Coerência positiva (EAbs significativamente menor do que a distribuição nula) sugere que a distribuição das espécies responde ao mesmo gradiente (Leibold & Mikkelsen, 2002). Metacomunidades com coerência positiva podem exibir diferentes tipos de estruturas: aninhada, uniformemente espaçada, Gleasoniana, Clementsiana (Leibold & Mikkelsen, 2002) e suas respectivas quase-estruturas associadas (Presley, Higgins & Willig, 2010). A distinção entre estas estruturas foi feita pela análise do *turnover* e *boundary clumping*.

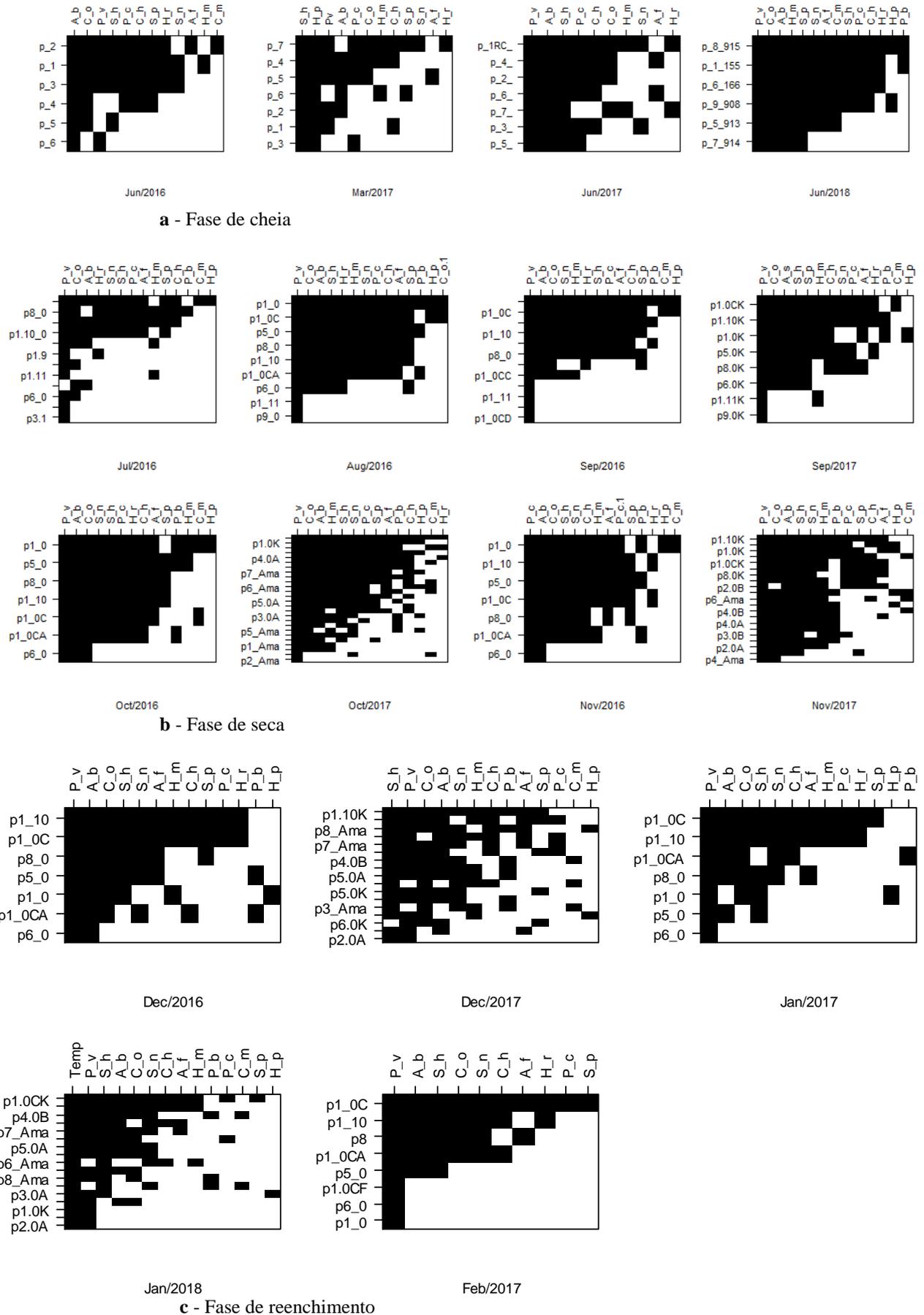
O *turnover* foi medido pelo número de vezes que uma espécie substitui outra entre dois locais para cada par possível de espécies e para cada par possível de locais (Leibold & Mikkelsen, 2002). *Turnover* negativo (substituições significativamente menor que o esperado ao acaso) sugere uma estrutura de metacomunidades aninhada. Por outro lado, *turnover* positivo (substituições significativamente maior que o esperado ao acaso) indica que a

estrutura da metacomunidade pode ser clementsianos, gleasoniano ou igualmente espaçados exigindo uma análise de coincidência dos limites (*Boundary clumping*) para distingui-las (Leibold & Mikkelsen, 2002). Os casos de *turnover* não significativo (substituições não difere do acaso) e coerência positiva, interpretamos como quase-estruturas, ou seja, estruturas intermediárias, que indica menor efeito dos mecanismos de estruturação do que nas estruturas idealizadas (Presley, Higgins & Willig, 2010).

Boundary clumping (coincidência dos limites) quantifica o grau de sobreposição dos limites de distribuição das espécies ao longo do gradiente ambiental (Leibold & Mikkelsen, 2002). Essa métrica foi obtida pelo índice de dispersão de Morisita (1971) e teste de X^2 , que compara a distribuição empírica dos limites de intervalo com uma distribuição uniforme esperada. Valores de índice significativamente menores que 1 indicam limites de intervalo hiperdispersos (isto é, estrutura de metacomunidade uniformemente espaçada), e valores que não são diferentes de 1 indicam limites de intervalos distribuídos aleatoriamente (isto é, estrutura de metacomunidade Gleasoniana). Por fim, valores significativamente maiores que 1 indicam limites de intervalos agrupados (estrutura Clementsiana) (Leibold & Mikkelsen, 2002).

Testamos a significância estatística da coerência (EAbs) e turnover (Re) separadamente, comparando os valores de EAbs e Re observado na matriz empírica com valores derivados das randomizações criadas a partir do modelo nulo *fixed-proportional* (R1) com 999 iterações $\alpha = 0,05$ (Gotelli, 2000, Ulrich, *et al.* 2009). Este modelo nulo mantém as linhas fixas (locais) e as colunas (espécies) proporcionais. Matrizes aleatórias foram produzidas pelo método “r1” para o modelo nulo *fixed-proportional* implementado no pacote *vegan* no R (Oksanen *et al.*, 2013). Os EEM foram avaliados para cada conjunto de dados da metacomunidade (amostragem) com base no eixo 1 da média recíproca (CA). As análises EEM foram feitas usando o pacote *metacom* no ambiente R (versão 3.6.1, R Development Core Team 2019).

Material Suplementar Figura S1 - Padrões de estrutura de metacomunidade de peixes incluindo todas as espécies (nativas, raras e exóticas). Espécies estão em x e locais em y.



Material Suplementar Tabela S4 - Valores de NODF (*nestedness metric based on overlap and decreasing fill*), *Ncolumns*, *Nrows*, *NODF*, *Matrix fill* e seus respectivos *p* valores associados ao conjunto total de espécies (nativas, raras e exóticas).

Fase amostrada	N columnas	p	N Linhas	p	NODF	p	Matrix fill		
Cheia	Jun/2016	75.321	0.151	89.037	0.085	77.533	0.111	0.513	
	Mar/2017	66.49	0.031	77.139	0.027	68.148	0.011	0.429	
	Jun/2017	72.727	0.380	79.393	0.050	74.569	0.210	0.623	
	Jun/2018	78.050	0.041	92.144	0.029	79.309	0.033	0.676	
Seca	Jul/2016	74.352	0.025	70.340	0.001	73.143	0.003	0.329	
	Ago/2016	77.887	0.179	91.767	0.001	80.531	0.079	0.580	
	Set/2016	81.917	0.005	85.069	0.001	82.867	0.003	0.472	
	Set/2017	73.711	0.050	71.936	0.300	73.270	0.050	0.412	
	Out/2016	74.363	0.247	86.926	0.011	76.043	0.157	0.647	
	Out/2017	79.363	0.001	78.455	0.001	78.746	0.001	0.545	
	Nov/2016	77.512	0.005	76.025	0.073	77.313	0.005	0.613	
	Nov/2017	74.713	0.007	77.392	0.001	76.418	0.001	0.563	
	Reenchimento	Dez/2016	72.540	0.133	71.259	0.031	72.326	0.085	0.552
		Dez/2017	62.190	0.043	61.803	0.025	61.971	0.023	0.475
Jan/2017		69.921	0.099	82.925	0.023	72.088	0.051	0.476	
Jan/2018		55.441	0.129	58.452	0.277	57.245	0.125	0.349	
Fev/2017		64.573	0.157	72.316	0.013	69.786	0.019	0.368	

Material Suplementar Tabela S5 - Valores de NODF (*nestedness metric based on overlap and decreasing fill*), *Ncolumns*, *Nrows*, *NODF*, *Matrix fill* e seus respectivos *p* valores associados ao conjunto nativo de espécies (excluindo espécies raras e exóticas e/ou abundância >5%).

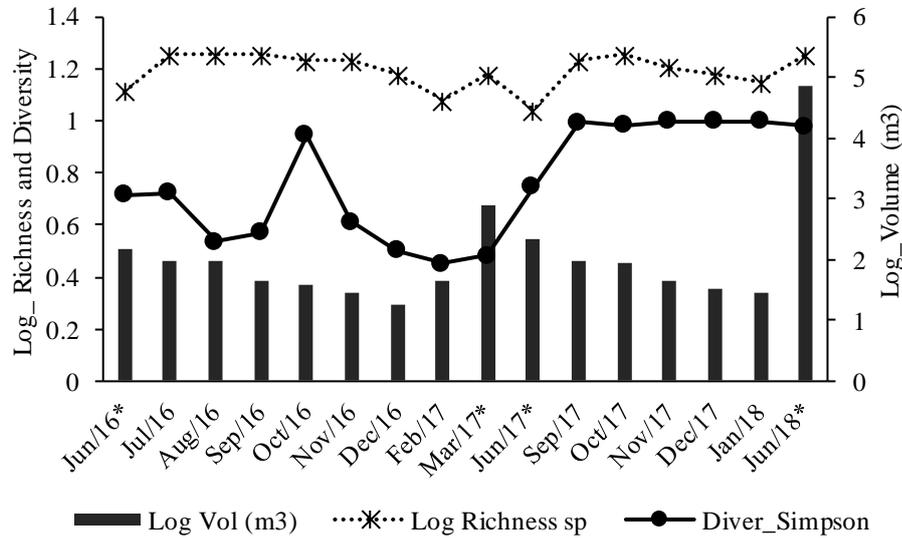
Fase amostrada	N columnas	p	N Linhas	p	NODF	p	Matrix fill		
Cheia	Jun/2016	76.894	0.169	83.704	0.115	78.155	0.129	0.542	
	Mar/2017	72.222	0.041	78.078	0.103	73.636	0.033	0.488	
	Jun/2017	72.222	0.453	66.383	0.013	70.364	0.183	0.629	
	Jun/2018	80.769	0.011	92.778	0.001	82.469	0.001	0.762	
Seca	Jul/2016	71.767	0.351	74.040	0.001	72.723	0.017	0.351	
	Ago/2016	74.359	0.645	87.942	0.003	78.209	0.437	0.635	
	Set/2016	81.685	0.111	84.281	0.001	82.776	0.013	0.512	
	Set/2017	79.799	0.053	87.024	0.015	81.499	0.015	0.545	
	Out/2016	79.853	0.065	82.302	0.017	80.313	0.043	0.684	
	Out/2017	86.075	0.001	84.135	0.001	84.560	0.001	0.621	
	Nov/2016	81.777	0.017	77.002	0.057	80.881	0.015	0.643	
	Nov/2017	82.585	0.003	64.881	0.027	78.830	0.003	0.681	
	me nto	Dez/2016	74.573	0.143	75.624	0.041	74.796	0.087	0.549

Dez/2017	68.346	0.011	68.812	0.015	68.642	0.011	0.502
Jan/2017	71.047	0.185	84.524	0.033	73.906	0.087	0.451
Jan/2018	60.408	0.127	71.467	0.001	67.436	0.003	0.348
Feb/2017	90.000	0.001	85.204	0.003	88.382	0.001	0.489

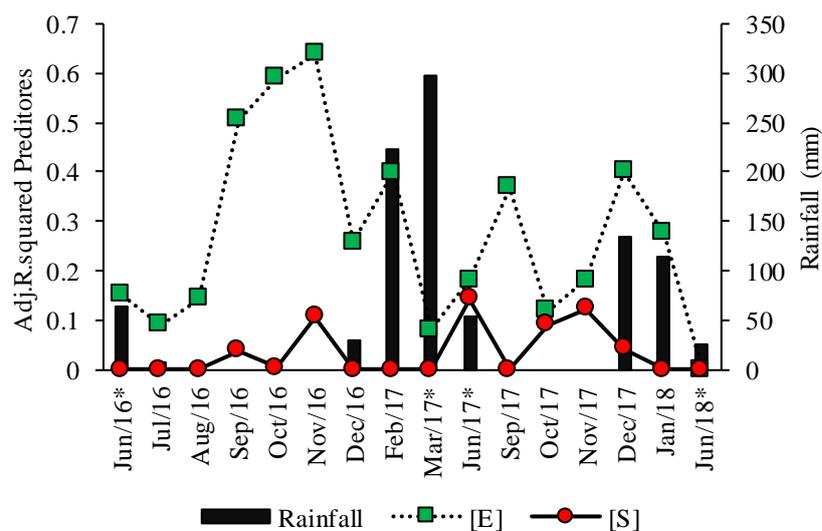
Material Suplementar Tabela S6 - Dados abióticos com respectivos valores médios e desvio padrão (DP) para cada fase hidrológica no Rio Cruxati, Ceará, Brasil.

Parameters	Fases Hidrográficas					
	Cheia		Seca		Reenchimento	
	Média	DP	Média	DP	Média	DP
Físico-química						
Temperatura (oC)	28,99	2,37	30,42	2,03	30,55	2,02
Oxigênio Dissolvido (mg/l)	2,32	1,65	1,40	1,55	1,56	0,89
Condutividade (mS/cm)	0,95	0,51	5,23	1,65	8,79	2,16
pH	7,66	0,48	8,12	0,44	8,83	0,80
Turbidez (NTU)	29,73	12,70	40,95	9,61	51,13	11,55
Salinidade (ppm)	0,42	0,23	2,39	0,77	4,45	1,16
Estrutura de habitat						
Volume de água (m3)	17810,68	30174,02	61,24	25,78	29,93	8,67
Diversidade de substrato (%)	0,52	0,09	0,43	0,08	0,44	0,05
Diversidade de mesohabitat (%)	0,47	0,16	0,39	0,10	0,40	0,10
Sombreamento (%)	10,27	7,76	9,93	3,96	12,10	6,57
Área (m2)	992,64	476,92	201,51	77,28	96,05	39,84
Macrófita (%)	17,43	9,82	8,21	6,33	1,58	1,73
Galho de árvore (%)	3,91	3,85	1,06	0,39	0,76	0,10
Tronco de árvore (%)	3,27	4,05	0,89	0,30	0,99	0,68
Raiz (%)	4,62	4,13	3,69	2,84	3,64	2,22
Pedra (%)	7,18	4,13	8,15	4,39	8,86	3,72
Substrato						
Base rochosa (%)	4,40	7,15	5,54	4,17	6,57	5,45
Pedregulho grande (%)	4,02	6,48	5,10	2,43	4,30	1,85
Pedra pequena (%)	7,72	5,09	4,11	1,18	4,35	0,06
Cascalho (%)	22,71	7,15	11,36	4,19	11,86	2,29
Areia (%)	55,26	6,49	42,78	7,47	49,47	4,13
Lama (%)	8,44	3,12	24,24	7,47	22,57	5,01
Serrapilheira (%)	2,52	3,97	2,56	3,68	1,95	1,31

Material Suplementar Figura S2 - Riqueza e diversidade de espécies de peixes do rio Cruxati durante os dois ciclos hidrológico de 2016 a 2018. *Nota*: * representa estação cheia (fluxo corrente).



Material Suplementar Figura S3 - Contribuição dos preditores ambientais e espaciais sobre a estruturação da metacomunidade. *Nota Nota* [E] representa a fração de variação explicada unicamente pelo Ambiente, [S] fração única de variação explicada pelo espaço, o retângulo representa as precipitações pluviométricas durante o estudo, * representa a estação de cheia (fase de fluxo contínuo).



Nota Nota [E] representa a fração de variação explicada unicamente pelo Ambiente, [S] fração única de variação explicada pelo espaço, o retângulo representa as precipitações pluviométricas durante o estudo, * representa a estação de cheia (fase de fluxo contínuo).

REFERÊNCIAS

- Acuña, V., Datry, T., Marshall, J., Barceló, D., Dahm, C. N., & Ginebreda, A., ..., Palmer, M. A. (2014). Why should we care about temporary waterways. *Science*, 343, 1080–1081. DOI: 10.1126/science.1246666
- Albanese, B., Angermeier, P. L., & Peterson, J. T. (2009). Does mobility explain variation in colonisation and population recovery among stream fishes?. *Freshwater biology*, 54, 1444–1460. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02194.x
- 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. DOI 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x
- Alves, A. T., Petsch, D. K., & Barros, F. (2020). Drivers of benthic metacommunity structure along tropical estuaries. *Scientific Reports*, 10, 1739. DOI: 10.1038/s41598-020-58631-1
- Alves-Martins F, Brasil LS, Juen L, De Marco Jr P, Stropp J, Hortal J. (2019). Metacommunity patterns of Amazonian Odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ* 7:e6472 <https://doi.org/10.7717/peerj.6472>
- Bispo, P. C, Balzter, H., Malhi, Y., Slik, J. W. F., dos Santos, J. R., Renno, C. D, Espírito-Santo, F. D., ... Bispo, P. C. (2017). Drivers of metacommunity structure diverge for common and rare Amazonian tree species. *PLoS ONE* 12(11), e0188300. DOI: 10.1371/journal.pone.0188300
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89, 2623-263. DOI: 10.1890/07-0986.1
- Blanchet, F. G., Legendre, P., Maranger, R., Monti, D., & Pepin P. (2011) Modelling the effect of directional spatial ecological processes at different scales. *Oecologia*, 166, 357–368. DOI: 10.1007/s00442-010-1867-y
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045-1055. DOI: 10.2307/1940179
- Chase, J. M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136, 489-498. DOI: 10.1007/s00442-003-1311-7
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington.
- Dallas, T. A., Kramer, A. M., Zokan, M., & Drake, J. M. (2016). Ordination obscures the influence of environment on plankton metacommunity structure: ordination obscures the influence of environment. *Limnology and Oceanography Letters*, 1, 54-6. DOI: 10.1002/lol2.10028
- Datry, T., Bonada, N., & Boulton, A. (2017). *Intermittent Rivers and ephemeral Streams Ecology and Management*. Elsevier, Academic press. DOI: 10.1016/C2015-0-00459-2

- Datry, T., Larned, S. T. & Tockner, K. (2014) Intermittent rivers: A challenge for freshwater ecology. *BioScience*, 64, 229-235. DOI:10.1093/biosci/bit027
- Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016). Towards understanding the organization of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 125, 149–159. DOI: 10.1111/oik.02922
- Declerck, S. A. J., Coronel, J. S., Legendre, P., & brendonck, L. (2011). Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. *Ecography*, 34, 296-305. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06462.x
- Erós, T., Sály, P., Takáck, P., Higgins, C. L., Biró, P. & Schmera, D. (2013). Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia*, 722, 31-43. DOI: 10.1007/s10750-013-1673-8
- Fernández-Juricic, E. (2002). Can human disturbance promote nestedness? A case study with breeding birds in urban habitat fragments. *Oecologia*, 131, 269-278. DOI: 10.1007/s00442-002-0883-y
- Fernandes, I. M., Henriques-Silva, R., Penha, J., Zuanon, J., & Peres-Neto, P. R. (2014). Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: The case of floodplain-fish communities. *Ecography*, 37, 464–475. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00527.x
- Griffith, D. A., & Peres-Neto, P. R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, 87, 2603-2613. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[2603:SMIETF]2.0.CO;2
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species cooccurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606-2621. doi:10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2
- Hauer, F., Lamberti, G. (2011). *Methods in stream ecology*. Academic Press.
- Heino, J., Melo, A. S., Bini, L. M., Altermatt, F., Altshami, S.A., Angeler D.G., ... Townsend, C. R. (2015 a). A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and Evolution*, 5, 1235-1248. DOI: 10.1002/ece3.1439
- Heino, J., Nokela, T., Soininen, J., Tolkkinen, M., Virtanen, L., & Virtanen, R. (2015b). Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology*, 50, 973-988. DOI:10.1111/fwb.12556
- Heino, J., Soininen, J., Alahuhta, J., Jyrki, L., & Virtanen, R. (2017). Metacommunity ecology meets biogeography: Effects of geographical region, spatial dynamics and environmental. *Oecologia*, 18, 121-137. DOI: 10.1007/s00442-016-3750-y
- Henriques-Silva, R., Lindo, Z., & Peres-Neto, P. R. (2013). A community of metacommunities:

exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology*, 94, 627-639. DOI: 10.1890/12-0683.1

Holyoak, M., Leibold, M. A., Mouquet, N. M., Holt, R. D. & Hoopes, M. F. (2005). Metacommunities: a framework for large-scale community ecology. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* (Eds: M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt), pp. 1-31. Chicago: University of Chicago Press.

Holdridge, L. R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105, 2727, 367-368. DOI: 10.1126/science.105.2727.367

Larned, S. T., Datry, T., Arscott, D. B., & Tockner, K. (2010). Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology*, 5, 717-738. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02322.x

Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. DOI:10.1007/s004420100716

Legendre, P., & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, M., Hoppes, M. F., Holt, R. D., ... Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7, 601-613. DOI:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Leibold, M. A., & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 97, 237–250. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x

Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2018). *Metacommunity Ecology*. (1^a Ed.) Princeton University Press.

Levins, R., & Culver, D. (1971). Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68(6), 1246-1248. DOI: 10.1073/pnas.68.6.1246

Lytle, D. A., & Poff, N. L. R. (2004). Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 94–100. DOI: 10.1016/j.tree.2003.10.002

Maltchik, L., & Medeiros, E. S. F. (2006). Conservation importance of semi-arid streams in north-eastern Brazil: implications of hydrological disturbance and species diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16, 665-677. DOI:10.1002/aqc.805

Medeiros, E. S. F., & Maltchik, L. (1999). The effects of hydrological disturbance on the intensity of infestation of *Lernaea cyprinacea* in an intermittent stream fish community. *Journal of Arid Environments*, 43, 351–356. DOI: 10.1006/jare.1999.0545

Medeiros, E. S. F., & Maltchik, L. (2001a). Effects of flood and drought on diversity and stability of fishes in a temporary river from the Brazilian semiarid region. *Iheringia*

Série Zoologia, 90, 157–166. DOI: 10.1590/S0073-47212001000100016

- Medeiros, E. S. F., & Maltchik, L. (2001b). Fish assemblage stability in an intermittently flowing stream from the Brazilian semiarid region. *Austral Ecology*, 26(2), 156–164. DOI: 10.1046/j.1442-9993.2001.01099.x
- Melo, T. X., & Medeiros, E. S. F. (2013). Spatial distribution of zooplankton diversity across temporary pools in a semiarid intermittent river. *International Journal of Biodiversity*, 2013 (ID946361), 1–13. DOI:10.1155/2013/946361
- Meynard, C. N., Lavergne, S., Boulangéat, I., Garraud, L., Van Es, J., Mouquet, N., & Thuiller W. (2013). Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 40, 1560–1571. DOI: 10.1111/jbi.12116
- Morisita, M. (1971). Composition of the I-index. *Researches on Population Ecology*, 13, 1-27. DOI: 10.1007/BF02530774
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner H. (2015). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre P, Minchin, R., O’Hara, R., Oksanen, J, ... O’Hara, R. B. (2013). Vegan: community ecology package. R package version 2.0-10. Available at <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S., & Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2625. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2
- Presley, S. J., Higgins, C. L., & Willig, M. R. (2010). A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119, 908-917. DOI: DOI:10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x
- Presley, S. J., Higgins, C. L., Lopez-Gonzalez, C., & Stevens, R. D. (2009). Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*, 160, 781–793. doi: 10.1007/s00442-009-1341-x
- R Development Core Team. (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at <http://www.r-project.org/>
- Ricklefs, R. E. (1987). Community Diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167-171. DOI: 10.1126/science.235.4785.167
- Schlosser, I. J. (1987). A conceptual framework for fish communities in small warmwater streams. In: *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes* (Eds: W. J. Matthews & D.C. Heins). University of Oklahoma Press, Norman.
- Soininen, J. (2014). A quantitative analysis of species sorting across organisms and

ecosystems. *Ecology*, 95, 3284-3292. DOI: 10.1890/13-2228.1

- Taylor, C. M., & Lienesch, P. W. (1996). Environmental correlates of distribution and abundance for *Lythrurus snelsoni*: a range-wide analysis of an endemic fish species. *Southwestern Naturalist*, 40, 373-378.
- Taylor, C. M. & Warren, M. L. (2001). Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology*, 82(8), 2320-2330. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[2320:DISCOS]2.0.CO;2
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3-17. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x
- Ulrich, W., & Gotelli, J. N. (2012). Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, 122, 2-18. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20325.x>
- Vetaas, O. R., & Chaudhary, R. (1998). Scale and species-environment relationships in a central Himalayan oak forest, Nepal. *Plant Ecology*, 134, 67-76. DOI: 10.1023/A:1009768122692
- Vardakas, L., Kalogianni, E., Smeti, E., Economou, A. N., Skoulikidis, N. Th., Koutsoubas, D., ... Datryd, T. (2020). Spatial factors control the structure of fish metacommunity in a Mediterranean intermittent river. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 3, 346-356. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2020.04.005>

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A despeito da importância dos rios intermitentes para a manutenção da biodiversidade aquática e fornecimento de valiosos serviços e processos ecossistêmicos, muitos aspectos relacionados à ecologia, padrões de fluxos e proteção legal ainda são pouco explorados. A linguagem simples que adotamos nesta tese para apresentar e discutir as principais características dos rios intermitentes contribuiu para um maior entendimento da sua estrutura e funcionamento. Nossos resultados deixam claro que a estrutura de metacomunidade de peixes nesses rios são influenciadas por fatores ambientais e espaciais e que o ambiente tem forte poder explicativo sobre a estruturação das comunidades, embora estes efeitos sofram alterações nas diferentes fases hidrológica dos rios. Recomendamos que trabalhos futuros explorem outros grupos taxonômicos e considere as interações bióticas (competição e predação) como fator estruturador das comunidades aquáticas. Sugerimos, também, a inclusão dos traços funcionais das espécies de peixes para compreender melhor a estrutura funcional das comunidades de sistemas intermitentes. Este conjunto de informações são necessários para compreender os mecanismos de resistência e resiliência das espécies às perturbações naturais e antrópicas em ecossistemas altamente dinâmicos como os corpos d'água intermitentes do semiárido brasileiro. Sugerimos considerar a estruturação taxonômica e funcional das comunidades como diretrizes para a conservação e manejo destes ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ACUÑA, V.; DATRY, T.; MARSHALL, J.; BARCELÓ, D.; DAHM, C. N.; GINEBRED, G.; MCGREGOR, A.; SABATER, S.; TOCKNER, K.; PALMER, M. A. Why should we care about temporary waterways? **Science**, v, 343, p. 1080-1081, 2014.
- ARTHINGTON, A. H.; BERNARDO, J. M.; ILHÉU, M. Temporary rivers: linking ecohydrology, ecological quality and reconciliation ecology. **River Research and Applications**, v, 30, p.1209-1215. 2014.
- ATMAR, W.; PATTERSON, B. D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia**, v. 96, p. 373-382, 1993.
- BOULTON, A. J.; BROCK, M. A.; ROBSON, B. J.; RYDER, D. S.; CHAMBERS, J. M.; DAVIS, J. A. 2014. Australian Freshwater Ecology: Processes and Management, 2 nd Edition. Chichester: **Wiley-Blackwell**, 386p.
- BRAGA, C., de OLIVEIRA, J. A., & CERQUEIRA, R. (2017). Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, 21(2).
- CLEMENTS, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington: **Carnegie Institution of Washington**, 658p.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, p.1132-1140, 1979.
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v. 8, p. 1175-1182, 2005.
- DALLAS, T. Metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. **Ecography**, v. 37, p. 402-405, 2014.
- DATRY, T.; SINGER, G.; SAUQUET, E. et al. Science and management of intermittent Rivers and Ephemeral Streams (SMIRES). **Research Ideas and Outcomes**, v. 3, e21774, 2017.
- DATRY, T.; BONADA, N.; HEINO, J. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. **Oikos**, v. 125, p. 149–159, 2016a.
- DATRY, T.; ARSCOTT, D. B.; SABATER, S. Recent perspectives on temporary river ecology. **Aquatic Sciences**, v. 73, p. 453-457, 2011.
- DATRY, T.; BONADA, N.; BOULTON, A. 2017. Intermittent rivers and ephemeral streams ecology and management. Academic press. 622p.
- DATRY, T.; CORTI, R.; FOULQUIER, A.; VON SCHILLER, D.; TOCKNER, K. One for all, all for one: a global river research network, **Eos**, p. 1-8 2016b
- DATRY, T.; FOULQUIER, A.; CORTI, R. et al. A global analysis of terrestrial plant litter dynamics in non-perennial waterways. **Nature Geoscience**, v. 11, p. 497-503, 2018.

DATRY, T.; FRITZ, K., LEIGH, C. Challenges, developments and perspectives in intermittent river ecology. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 8, p. 1171-118, 2016a.

DATRY, T.; LARNED, S. T.; TOCKNER, K. Intermittent rivers: a challenge for freshwater ecology. **BioScience**, v. 64, p. 229-235, 2014.

DIAMOND, J. M. 1975. Assembly of species communities, pp 342-444. In: Ecology and evolution of communities. (Cody, M.L.; Diamond, J., eds) Cambridge: Harvard University Press.

ERÓS, T.; SÁLY, P.; TAKÁCK, P.; HIGGINS, C. L.; BIRÓ, P.; SCHMERA, D. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. **Hydrobiologia**, v. 722, p. 31-43, 2014.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bull. Torrey Bot. Club**, v. 53, p. 7-26, 1926.

HANSKI, I.; GILPIN, M. E. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 42, p. 3-16, 1991.

HENRIQUES-SILVA, R.; LINDO, Z.; PERES-NETO, P. R. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. **Ecology**, v. 94, p. 627-639, 2013.

HOAGLAND, B. W.; COLLINS, S. L. Gradient models, gradient analysis, and hierarchical structure in plant communities. **Oikos**, v. 78, n. 1, p. 23-30, 1997.

HUBBELL, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. 1st ed. Princeton: Princeton University Press, 392p.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, M.; HOPPE, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, S. R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 601-613, 2004.

LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002.

LEIGH, C.; BOULTON, A. J.; COURTWRIGHT, J. L.; FRITZ, K.; MAY, C. L.; WALKER R. H.; DATRY, T. Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 8, p. 1181-1199, 2015.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, v. 15, n. 3, p. 237-240, 1969.

MAGALHÃES, L. T. S.; GOMES, J. B. V.; VASCO, A. N.; AGUIAR-NETTO, A. O.; FERREIRA, R. A. Caracterização geo-pedológica das áreas de nascentes na bacia hidrográfica do rio Piauitinga, Sergipe, Brasil. **Ambiente & Água**, v. 7, n. 1, p. 169-181, 2012.

MALTCHIK, L.; MEDEIROS, E. S. F. Conservation importance of semi-arid streams in north-eastern Brazil: implications of hydrological disturbance and species diversity. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 16, p. 665-677, 2006.

MATTHEWS, T. J.; COTTEE-JONES, H. E. W.; WHITTAKER, R. J. Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: a synthetic analysis of multiple datasets. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 4, p. 392-404, 2015.

NUNES DA CUNHA, C.; JUNK, W. J. 2011. A preliminary classification of habitats of the Pantanal of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, and its relation to national and international wetland classification systems. pp. 127-141. In: *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. (JUNK, W. J.; DA SILVA C. J.; NUNES DA CUNHA, C.; WANTZEN, K. M., eds.). Sofia: Pensoft Publisher.

PATTERSON, B. D.; ATMAR, W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**, v 28, p. 65-82. 1986.

PRESLEY, S. J.; HIGGINS, C. L.; WILLIG, M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, p. 908-917, 2010.

RAYMOND, P.A.; HARTMANN, J.; LAUERWALD, R.; SOBEK, S.; MCDONALD, C.; HOOVER, M., et al. Global carbon dioxide emissions from inland waters. **Nature**, v, 503, p. 355-359, 2013.

SORIA, M.; LEIGH, C.; DATRY, T.; BINI, L. M.; BONADA, N. Biodiversity in perennial and intermittent rivers: a meta-analysis. **Oikos**, v. 126, n. 8, p. 1078-1089, 2017.

TILMAN, D. 1981. Resource competition and community structure. **Princeton Univ. Press**. 296p.

VARDAKAS, L.; KALOGIANNI, E.; SMETI, E. et al. Spatial factors control the structure of fish metacommunity in a Mediterranean intermittent river, **Ecohydrology & Hydrobiology**, v. 20, n. 3, p. 346-356, 2020.

WILSON, D. S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1984-2000, 1992.

WRIGHT, D.H.; PATTERSON, B. D.; MIKKELSON, G. M.; CUTLER, A.; ATMAR, W. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia**, v. 113, p. 1-20, 1998.