



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ**  
**INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**  
**FACULDADE DE OCEANOGRAFIA**

---

**TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO**

**PADRÕES DE CO-OCORRÊNCIA ENTRE PARES DE  
ESPÉCIES DA ICTIOFAUNA DE UMA RIA FLUVIAL  
AFOGADA DA AMAZÔNIA ORIENTAL**

**Apresentado por:**

**ALEXANDRE SAMPAIO DE SIQUEIRA**

**Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Solana Meneghel Boschilia (UFPA)**

---

**BÉLEM**

**2018**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ**  
**INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**  
**FACULDADE DE OCEANOGRAFIA**

---

**TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO**

**PADRÕES DE CO-OCORRÊNCIA ENTRE PARES DE  
ESPÉCIES DA ICTIOFAUNA DE UMA RIA FLUVIAL  
AFOGADA DA AMAZÔNIA ORIENTAL**

**ALEXANDRE SAMPAIO DE SIQUEIRA**

**BELÉM**

**2018**

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

---

Siqueira, Alexandre Sampaio  
Padrões de co-ocorrência entre pares de espécies da ictiofauna de uma ria fluvial afogada da Amazônia oriental / Alexandre Sampaio Siqueira. — 2018  
35 f. : il. color

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Faculdade de Geologia, Instituto de Geociências,  
Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.  
Orientação: Profa. Dra. Solana Meneghel Boschilia

1. Segregação. 2. Distribuição Espacial. 3. Peixes de água doce. 4. Comunidades. 5. Amazônia. I.  
Boschilia, Solana Meneghel , *orient.* II. Título

---

CDD 574.526322



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ**  
**INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**  
**FACULDADE DE OCEANOGRAFIA**

**PADRÕES DE CO-OCORRÊNCIA ENTRE PARES DE  
ESPÉCIES DA ICTIOFAUNA DE UMA RIA FLUVIAL  
AFOGADA DA AMAZÔNIA ORIENTAL**

**APRESENTADO POR:**

**ALEXANDRE SAMPAIO DE SIQUEIRA**

**Como requisito parcial à obtenção do Grau de Bacharel em Oceanografia**

**Data de Aprovação: 25 / 01 / 2018**

**Banca Examinadora:**

Prof. Solana Meneghel-Boschilia – Orientadora

Doutora em Ecologia - UFRGS

Prof. Raphael Ligeiro Barroso Santos – Membro

Doutor em Ecologia, Manejo e Conservação de Vida silvestre - UFMG

Prof. José Eduardo Martinelli Filho – Membro

Doutor em Oceanografia Biológica – USP

*“Saudade que nasceu ontem e amanhã já se esqueceu,  
não é saudade. É lembrança, saudade nunca morreu.*

*Hoje tenho saudade do tempo em que eu nem sabia que  
esta palavra, saudade, há muito tempo existia”*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por ter me dado não só a força como também paciência e foco para que pudesse concluir essa etapa da minha vida.

Aos meus pais, Horácio e Ana Cláudia por se esforçarem sempre para que eu tivesse acesso a uma formação de qualidade, assim como pelo amor infinito que me foi calorosamente dado.

A minha avó Therezinha e minha tia avó Selma por serem um suporte firme e alicerce da minha família. Por todo amor, carinho e afeto que foi me dado incondicionalmente.

Ao meu avô José Carlos e minha tia Nilze por toda força e encorajamento que me deram para que eu pudesse não só finalizar esta etapa da minha vida como trilhar um futuro de sucesso na profissão que escolhi.

Ao meu irmão Arthur por sempre me ouvir, mesmo em momentos de extrema agonia e ansiedade. Por fazer das coisas mais simples, como assistir desenho, parecem uma fuga, muitas vezes necessária, de uma realidade conflitante.

A Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Solana Meneghel Boschilia por todo apoio, paciência e suporte na orientação desse trabalho. Assim como pelos dois anos de aprendizado na iniciação científica, nos quais tenho certeza que ambos aprendemos muito um com o outro. Especialmente o significado da palavra paciência, haja vista que em vários, quando digo vários, quero dizer muitos mesmo, momentos nessa trajetória que quisemos nos matar. Mas superamos e aprendemos muito um com o outro. Então, posso deixar meu sentimento não só de gratidão, mas de extrema felicidade de ter conhecido essa pessoa tão incrível, que tenho uma admiração enorme, a qual me ensinou como vencer algumas de minhas inseguranças e medos da vida. E claro, me ensinou que um parágrafo não se escreve apenas com um período e várias vezes me recomendou ler uma gramática, obrigado.

Ao Prof. Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag o qual, gentilmente, cedeu a base de dados com a qual realizei este trabalho. E ainda, por ser sempre solícito a minhas dúvidas e indagações sobre o meu projeto.

Ao Prof. Dr. Edson Oliveira por ser uma fonte de inspiração e por ter, de bom grado, cedido ajuda em momentos cruciais a pesquisa. Quero agradecer toda sua paciência e generosidade ao iluminar meu pensamento no decorrer do meu trabalho.

A Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Sury Monteiro por ser uma professora fora de série reconfortado com palavras amigas e conselhos de uma pessoa que quer o mais puro bem de seus alunos.

A Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Cristiane Ferreira por ter me dado suporte no meu primeiro ano e iniciação científica e ter me dado a oportunidade de descobrir o amor que sinto pelos peixinhos.

Agradeço a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação (PROPESP/UFGA) e a Universidade Federal do Pará (UFGA), pela concessão de uma bolsa de iniciação científica (PIBIC/UFGA-PRODUTOR), a qual foi fundamental para a realização deste projeto.

A todo corpo docente do curso de oceanografia por ensinamento valiosos, não só em sala de aula, os quais com certeza levarei comigo a vida toda.

Aos meus amigos Luma, Débora e Lohan pelo apoio incondicional e carinho que surgiu e se estabeleceu de forma natural e muito alegre na minha vida. Quero agradecer a todas as incontáveis tardes que me ouviram reclamar sobre como estava sendo difícil, mas que valeria a pena no final. Agradecer de forma sincera todos os momentos de amizade. Desde uma intimidade absurda no banheiro do Marajó até um simples “Bom dia amigo”. Dizer que o “Bests do Marajó” é um local de muita alegria e conforto para mim. Só tenho a agradecer ao universo de ter colocado pessoas tão maravilhosas na minha vida.

Aos FRIENDS, Marcus, Micaela, Priscila, Irla, Bruna, Carolina, Emerson, Bárbara e Luma que apesar da distância nos últimos tempos fazem de mim o que sou. Minhas lembranças mais preciosas na universidade se resumem, em grande parte, a essas pessoas que fizeram de minha trajetória algo especial. E ainda, após esses anos de graduação pude, de fato, afirmar que conheci o amor de perto, pois a amizade, carinho e gratidão que sinto por eles não cabe aqui.

A Micaela Valentim por ser o amor da minha vida. Por sempre, digo sempre, me apoiar em qualquer decisão da minha vida e me mostrar que o amor é um sentimento lindo que une duas pessoas por um vínculo inexplicável e forte o suficiente para transcender a nossa efêmera existência. Então, posso sim dizer que o amor e gratidão que sinto será suficiente para perdurar por mais algumas existências nossas. E acabo por parecer bobo, pois me faltam palavras para expressar todo esse sentimento de agradecimento, tão grande, que tenho no meu peito.

Agradeço aos meus amigos Emanuelle, Igor e Ana Júlia por serem fonte de uma alegria eterna em minha vida, por conseguirem ascender uma chama de esperança em momentos sombrios e conturbados. Agradeço toda a paciência e amor que me foram dados com tanta gentileza e

generosidade. Há incontáveis momentos durante esses últimos 3 anos que pude sentir o que, de fato, é ter um amigo.

Agradeço, ainda, toda a família da oceanografia de que alguma forma contribuiu para que a minha trajetória na graduação fosse no mínimo inspiradora. A turma de 2014 por ter me acolhido para que pudesse completar minha trajetória. Minha querida amiga Débora Souza por sempre estar a postos para completar minhas músicas em momentos de descontração e ainda para exaltar um de nossos cantores favoritos.

Ao Laboratório de Pesquisas em Monitoramento Ambiental Marinho – LAPMAR, por me ceder um espaço para a análise dos meus dados e construção dessa monografia.

Assim com meus amigos da biologia, que me acolheram de forma gentil em suas vidas. Os meninos e meninas do CABIO.

A meu parceiro de contratempos da vida, Fábio, por ser sempre solícito e atencioso comigo. Agradeço todo o tempo e carinho que me foi cedido com pequenos gestos e ações no nosso cotidiano. A todos os dias em que pude gritar com felicidade: “E ai parceira, tá pronta?”.

Termino, então, agradecendo a todos que transformaram minha vida em uma história incrível, a qual não foi de uma noite de verão, mas com certeza foi feliz e inspiradora.

## RESUMO

Modelos nulos e índices de co-ocorrência vem sendo usados nas últimas décadas para a avaliação do comportamento de comunidades. Logo, o presente trabalho viabiliza a investigação de padrões de segregação entre pares de espécies a fim de representar a distribuição espacial das mesmas em uma comunidade. Para tanto, buscou-se: i) comparar o padrão de segregação dos pares de espécies dos rios e baías; ii) descrever interações de segregação, co-ocorrência e ao acaso entre os pares de espécies; iii) evidenciar a relação de um possível padrão de segregação entre pares de espécies e a guilda trófica dos mesmos; iv) investigar se os parâmetros abióticos apresentam variações significativas quanto aos períodos (seca e chuva), sendo estes: temperatura, pH, Condutividade e transparência da coluna d'água. A coleta ocorreu nos rios e baías do baixo rio Anapu, no ano de 2004 nos períodos de seca e cheia da região. A assembleia foi amostrada por meio de um conjunto de redes de espera com diferentes malhas (3 a 12 cm). Em cada ponto de amostragem foram mensuradas variáveis físico-químicas. Matrizes de presença e ausência foram criadas e aplicou-se, o índice C-Score, que mede a segregação de pares de espécies da assembleia. Quando considerando todos os locais amostrados, a comunidade mostrou-se estruturada espacialmente. Separando os locais por rios e baías, nas baías detectou-se uma distribuição espacial não aleatória da comunidade de peixes enquanto que nos rios esse padrão não foi detectado. O padrão de segregação de pares de espécies foi atribuído à evolução geológica de Caxiuaná, processos isostáticos de afogamento da ria, assim como a relação desempenhada pelas espécies na busca por recursos. Foi possível avaliar que espécies de guildas diferentes possuem interações de segregação (positivas) e de co-ocorrência (negativas). Quando houve interações ao acaso para as espécies de mesma guilda foi sinalizada a não detecção de padrão de segregação ou co-ocorrência pelo índice. Contudo, acredita-se que as espécies co-ocorrem ocupando diferentes posições na coluna d'água. Deste modo, a busca por recursos pode não ser necessariamente uma relação de competição. Apesar do baixo rio Anapu ser classificado como uma região homogênea, não apresentando grandes variações de temperatura e transparência da coluna d'água, foram encontradas diferenças significativas para estes parâmetros entre os períodos de seca e cheia. Portanto, os modelos nulos associados a índices de co-ocorrência são ferramentas úteis na busca de padrões de distribuição espacial além da interpretação de análises de interações, que propicia um maior conhecimento do padrão detectado pelo C-Score.

Palavras-chave: Segregação. Distribuição espacial. Peixes de água doce. Comunidades. Amazônia.

## ABSTRACT

Null models and co-occurrence indexes have been used in the last few decades to evaluate the behavior of communities. The aim of this study was to identify segregation patterns between ichthyofauna species pairs of to represent the spatial distribution in the community. In order to do so, we: i) compared the segregation pattern of the pairs of species of the rivers and bays; ii) described segregation, co-occurrence and random interactions between species pairs; iii) showed the relation of a possible pattern of segregation between pairs of species and the trophic guild of the species; iv) investigated if the abiotic parameters present significant variations in the periods (dry and rainy), and being: temperature, pH, Conductivity and water transparency. The sampling occurred in rivers and bays in lower Anapu river, in 2004, during the dry and rainy season. The assemblage was sampled using sets of gill nets (3-12 cm). Each sampling site physico-chemical variables were measured. A presence/absence matrix was created and applied the C-Score index, which measure the species pairs segregation of the assemblage. Considering all the sampling sites, the assemblage was spatially organized. Species co-occurrence were random when considering only the rivers while we detected values greater than expected by chance were found in bays. The distribution pattern was related to the geological evolution of the Caxiuanã as well as the behavior of the species in search for resources. It was possible to observe that different guilds have positive (segregation) and negative (co-occurrence) interactions. When random interactions occurred to the same guild, it was signaled that no pattern of segregation or co-occurrence was detected by the index. However we believed it was due to searching of resources at different depth strata, not to competition. Despite lower Anapu river being classified as a homogeneous region, not presenting great variation in temperature and water transparency, we observed significant differences to these variables between dry and rainy season. Therefore, the null models associated to co-occurrence index are useful tools in search for spatial distribution patterns besides the interaction analysis interpretation, promoting a greater knowledge on detected pattern by the C-Score index.

Key words: Segregation. Spatial distribution. Freshwater fish. Community. Amazonia.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Processos relacionados a história geológica e a biogeografia regional de peixes de água doce. ....	1
Figura 2 - Localização da Floresta Nacional de Caxiuanã, municípios de Portel e Melgaço, PA. ....	5
Figura 3 - Precipitação média na FLONA entre os anos de 2006 e 2010. ....	7
Figura 4 - Distribuição das estações de coleta (EC) de peixes ao longo dos sistemas de rios e baías próximos a FLONA de Caxiuanã. ....	8
Figura 5 - Matriz de interação entre as espécies geradas a partir da análise de co-ocorrência. Siglas referente as espécies analisadas: AGUCA: <i>Ageneiosus ucayalensis</i> , PLSQU: <i>Plagioscion squamosissimus</i> , TRALB: <i>Triportheus albus</i> , TAINT: <i>Tatia intermedia</i> , MOCLE: <i>Moenkhausia lepidura</i> , METSP: <i>Metynnis sp.</i> , CICSP: <i>Cichla sp.</i> , BRALB: <i>Bryconops alburnoides</i> , AUNUC: <i>Auchenipterus nuchalis</i> , PARSP: <i>Parauchenipterus sp.</i> , HOMAL: <i>Hoplias malabaricus</i> , HEUNI: <i>Hemiodus unimaculatus</i> , BRCME: <i>Bryconops melanurus</i> , ACPIS: <i>Acestrorhynchus microlepis</i> , ANSUR: <i>Anchovia surinamensis</i> , SENNI: <i>Serrasalmus eigenmanni</i> , GEPRO: <i>Geophagus proximus</i> , PYDEN: <i>Pygopristis denticulata</i> , HEMSP: <i>Hemiodus sp.</i> , SEALT: <i>Serrasalmus altipinnis</i> , PECAS: <i>Pellona castelnaeana</i> , MEHYP: <i>Metynnis hypsauchen</i> , HYFIM: <i>Hypophthalmus fimbriatus</i> , CYPSP: <i>Cyphocharax sp.</i> , CHAGI: <i>Charax gibbosus</i> , ACNAS: <i>Acaronia nasa</i> , PRCMA: <i>Pristobrycon maculipinnis</i> , ACFLC: <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , PSLAE: <i>Pseudoloricaria laeviuscula</i> , PECSP: <i>Peckoltia sp.</i> , GESUR: <i>Geophagus surinamensis</i> , BRYSP: <i>Bryconops sp.</i> , ANSIS: <i>Anchovia surinamensis</i> , AGINE: <i>Ageneiosus inermis</i> , AGCUC: <i>Ageneiosus ucayalensis</i> , ACMIC: <i>Acestrorhynchus microlepis</i> , TRGAL: <i>Trachelyopterus galeatus</i> , PLMUS: <i>Plagioscion squamosissimus</i> , LOACU: <i>Loricariichthys acutus</i> , LEAFF: <i>Leporinus affinis</i> , GEASU: <i>Geophagus surinamensis</i> , CYABR: <i>Cyphocharax abramoides</i> , AGVIT: <i>Ageneiosus vittatus</i> , TRISP: <i>Triportheus sp.</i> , SERHO: <i>Serrasalmus rhombeus</i> , LYBAT: <i>Lycengraulis batesii</i> , HOCUS: <i>Hoplias sp.</i> , CYDES: <i>Cyphocharax sp2.</i> , AUNUS: <i>Auchenipterichthys sp.</i> , TEQUA: <i>Tetranematichthys quadrifilis</i> , SEAGO: <i>Serrasalmus gouldingi</i> , PSPUN: <i>Pseudoloricaria punctata</i> , BRGIA: <i>Bryconops giacopinii</i> , AGESP: <i>Ageneiosus sp.</i> e AULON: <i>Auchenipterichthys longimanus</i> . .	12

Figura 6 - Matriz de interação entre as guildas tróficas gerada a partir da análise de co-ocorrência.....	13
---	----

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS .....	v
RESUMO.....	viii
ABSTRACT .....	ix
LISTA DE ILUSTRAÇÕES .....	x
LISTA DE TABELAS .....	<b>Erro! Indicador não definido.</b>
<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2 OBJETIVO .....</b>	<b>4</b>
2.1 OBJETIVO GERAL.....	4
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	4
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS:.....</b>	<b>5</b>
3.1 ÁREA DE ESTUDO .....	5
3.1.2 Geomorfologia e vegetação .....	5
3.1.3 Clima.....	6
3.2 AMOSTRAGEM.....	7
3.3 ANÁLISE DE DADOS .....	9
<b>4 RESULTADOS:.....</b>	<b>10</b>
<b>5 DISCUSSÃO:.....</b>	<b>14</b>
<b>6 CONCLUSÃO.....</b>	<b>17</b>
<b>REFERÊNCIAS: .....</b>	<b>18</b>
<b>APÊNDICES .....</b>	<b>Erro! Indicador não definido.</b>
<b>APÊNDICE A – LISTA DE SIGLAS UTILIZADAS NA ANÁLISE DE CO- OCORRÊNCIA A PARTIR DAS ESPÉCIES COLETADAS .....</b>	<b>Erro! Indicador não definido.</b>

# 1 INTRODUÇÃO

Muitos dos estudos ecológicos sobre comunidades inferem sobre a relação não aleatória de distribuição espacial de uma assembleia, podendo ser apontada como uma das causas que exemplificam padrões de segregação entre pares de espécies de uma comunidade (Boschilia *et al.* 2008). Logo, regras de montagem, ou seja, mecanismos e atributos de uma comunidade, são os responsáveis por estruturá-la espaço-temporalmente (Weiher & Keddy 2001). É possível observar este fato por meio da detecção e explicação de padrões de segregação entre pares de espécies (Oliveira *et al.* 2005).

A identificação de padrões espaciais em assembleias aquáticas pode ser evidenciado devido a preferência de determinadas espécies a ocuparem habitats distintos (Boschilia *et al.* 2008). As relações ecológicas dentro das comunidades promovem, dentre outras respostas, o agrupamento ou a segregação das espécies em uma assembleia. Diferentes escalas espaço-temporais e relações entre as comunidades contribuem para a distribuição das espécies em uma comunidade. Em uma escala mais ampla, tanto a história de vida quanto a biogeografia são fatores importantes para as regras de montagem de uma comunidade, colisões e movimentações de placas tectônicas, resultando na formação de diferentes unidades geomorfológicas, são respostas a processos isostáticos de mudanças climáticas, os quais afetam diferentemente os sistemas aquáticos continentais (Fig. 1). Já em escalas regionais, a produtividade, heterogeneidade de habitats e interações entre espécies desempenham este papel (Harvey *et al.* 1983, Oliveira & Goulart 2000). Logo, tanto os fatores abióticos, como complexidade de habitat e interações intraespecíficas são indicados como possíveis reguladores na distribuição e preferência na ocupação de habitat por assembleias de peixes. (Savino & Stein 1989, Gophen *et al.* 1992).

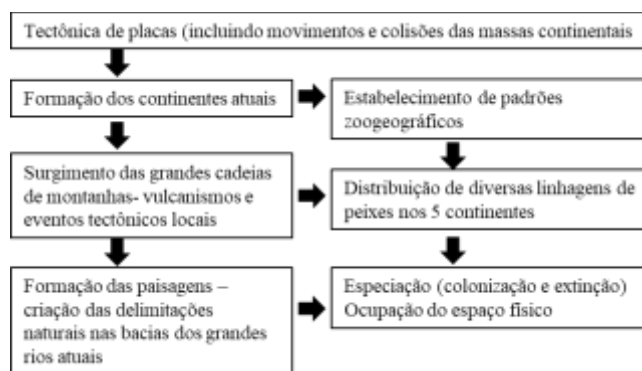


Figura 1 - Processos relacionados a história geológica e a biogeografia regional de peixes de água doce.

Fonte: Oliveira & Goulart (2000)

As características temporais e variações físicas do hábitat têm sido apontadas como variáveis que explicam a manutenção e organização das assembleias de peixes continentais, tanto em regiões tropicais (Rodríguez & Lewis 1994, Bowen 1984) quanto temperadas (Jackson & Harvey 1989, Detenbeck *et al.* 1992), em ambientes de águas doce (Oliveira *et al.* 2005) e marinhos (Gotelli & Rohde 2002). As assembleias de peixes de rios apresentam uma estrutura dinâmica, reflexo de interações das mesmas com processos bióticos e abióticos (Perrson 1997, Jackson *et al.* 2001). Contudo, respostas a eventos e mecanismos estocásticos e determinísticos vem sendo colocados em pauta nas últimas duas décadas, como possíveis desestabilizadores de comunidades (Diamond & Case 1986, Price *et al.* 1984, Strong *et al.* 2014).

As assembleias de peixes frequentemente apresentam uma distribuição espacial não aleatória. Essa afirmação se apoia nas tendências gerais de que a segregação de pares de espécies é capaz de produzir padrões de co-ocorrência dentro da assembleia (Diamond 1975, Gotelli 2000, Oliveira *et al.* 2005). Por meio de modelos de distribuição espacial de pares de espécies, é possível identificar o padrão de distribuição, identificando presença ou/e ausência dos mesmos nos locais de estudo (Raes & Ter Steege 2007). Modelagem ecológica, em geral, se baseia em hipóteses de que fatores ambientais controlam, direta ou indiretamente, o padrão de distribuição de espécies em comunidades (Guisan & Zimmermann 2000).

O tamanho, as características limnológicas da bacia de drenagem e o fluxo dos rios, possuem efeito sobre a diferença de composição de peixes, principalmente em regiões de cabeceira (Mendonça *et al.* 2005). Fatores físicos e/ou químicos são apontados como agentes ativos na estrutura espacial da assembleia de peixes (Oliveira *et al.*, 2005, Casatti *et al.* 2003, Casatti *et al.* 2009). Em rios que possuem grande variação sazonal na descarga fluvial, como em regiões temperadas, é possível identificar uma mudança na composição da ictiofauna ao longo do ano. Uma das explicações está na migração desses organismos (Gorman & Karr, 1978, Schlosser 1982; Grossman *et al.* 1990). Em rios de pequeno porte, como os da Amazônia ocidental, as mudanças físicas ao longo do ano, como temperatura e radiação, são menos drásticas e são esperadas, portanto, pequenas alterações da comunidade provenientes da sazonalidade (Lowe-McConnell 1987). Os rios amazônicos, de forma geral, apresentam grandes oscilações anuais do nível de água, em ciclos unimodais, chegando a valores maiores que 10 metros. Contudo, à medida que se aproxima da foz amazônica a oscilação deixa de ser influenciada pela descarga fluvial e possui sua dinâmica determinada, em grande parte, pelos

movimentos de maré (Barthem & Fabré 2004, Welcomme 1985). Ao contrário das características hidrológicas, rios e baías tropicais na Amazônia oriental apresentam uma certa homogeneidade em valores de temperatura, em torno de 29°C (Montag 2006). A bacia do rio Amazonas é detentora da maior diversidade de peixes do mundo, parte desse fato devido ao ciclo hidrológico, o qual é capaz de criar uma distribuição irregular de lagos e planícies de inundação, que por sua vez oferece oportunidades de dispersão e colonização através de lagos, rios e florestas inundadas (Hurd *et al.* 2016).

Não só fatores estruturantes de hábitat podem influenciar na distribuição espacial de comunidades. Comunidades aquáticas continentais possuem uma vasta tolerância a diferentes tipos de itens alimentares, o que possibilita que as espécies repartam esses itens entre si, podendo conseqüentemente influenciar na possível presença de padrão de segregação espacial (Lowe-McConnell 1987). Lowe-MacConnell (1969, 1987) discursa sobre a mudança de itens alimentares que peixes de rios sofrem ao longo do dia e sazonalmente, os quais podem assumir o papel de fatores que causa uma distribuição/segregação entre as espécies. Logo, espécies as quais concorrem por recursos, de presa e predador, podem se sobrepor no tempo e espaço provando uma relação significativa entre elas (Garrison & Link 2000).

Os estudos sobre distribuição espacial e temporal de peixes pode-se prover conhecimento sobre o funcionamento e manutenção dessas comunidades. Evidenciar a composição e a organização espacial das espécies expõem a fragilidade e versatilidade de sistemas ecológicos, ou seja, a facilidade com que esses sistemas mudam ao longo do dia e sazonalmente, assim como os fatores que alteram a dinâmica de funcionamento de comunidades. Tais estudos permitem compreender e interpretar padrões de distribuição das assembleias, e assim proporcionar suporte de cunho ecológico a futuras pesquisas de manejo e conservação.

No presente estudo espera-se observar um padrão de co-ocorrência entre os pares de espécies nas assembleias de peixes nos diferentes ambientes aquáticos, rios e baías, que integram a Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã).

## **2 OBJETIVO**

### **2.1 OBJETIVO GERAL**

Investigar se a assembleia de peixes dos rios da FLONA de Caxiuanã encontra-se espacialmente estruturada;

### **2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- a) Comparar o padrão de segregação dos pares de espécies dos rios e baías;
- b) Descrever as interações de segregação e co-ocorrência entre os pares de espécies;
- c) Evidenciar a relação de um possível padrão de segregação entre pares de espécies e a guilda trófica dos mesmos;
- d) Investigar se os parâmetros abióticos apresentam variações significativas quanto aos períodos (seca e chuva), sendo estes: temperatura, pH, condutividade) e transparência da coluna d'água;

### 3 MATERIAL E MÉTODOS:

#### 3.1 ÁREA DE ESTUDO

Na região do baixo rio Amazonas, mesorregião do Marajó, microrregião de Portel está localizada a Floresta nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã) disposta a margem esquerda da porção inferior do rio Anapu, entre as bacias dos rios Tocantins e Xingu (Fig.2). O rio Anapu apresenta suas porções médias e inferiores como planícies de baixa latitude, tendo sua foz na latitude  $1^{\circ} 45' S$ . Ele é caracterizado como tendo suas cabeceiras no escudo continental brasileiro na latitude de  $4^{\circ}30' S$ , a 200 m s.n.m e corre na direção sul-norte.

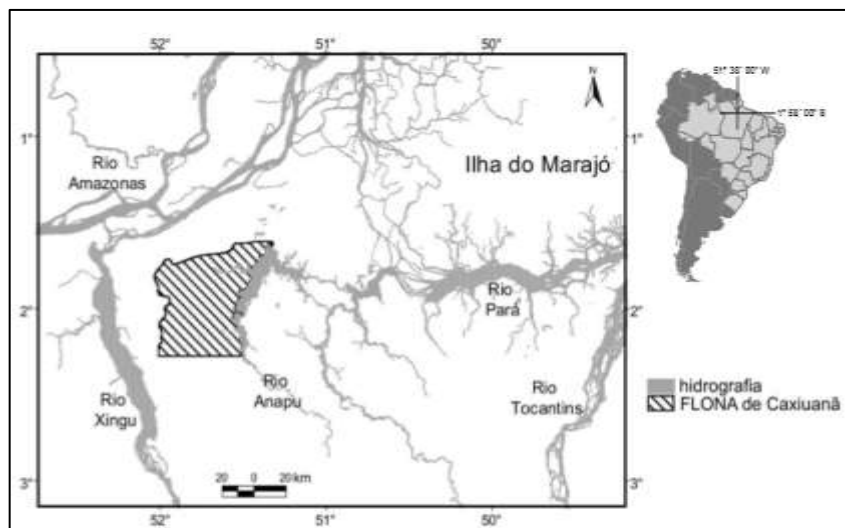


Figura 2 - Localização da Floresta Nacional de Caxiuanã, municípios de Portel e Melgaço, PA.  
Fonte: Montag (2006)

#### 3.1.2 Geomorfologia e vegetação

A área da reserva é composta por floresta densa de terra firme (85%) apresentando árvores cujo dossel alcança 30 m (Moraes *et al.* 1997). A FLONA de Caxiuanã é composta por 330 000 ha de floresta primária de terra-firme (Costa *et al.* 2007). Lisboa (1997) relatou a FLONA de Caxiuanã como possuidora de ecossistemas de terra-firme, várzea e de igapó e manchas de savana e vegetação secundária.

Na Estação Científica Ferreira Pena, localizada na FLONA, foram registradas 1054 espécies vegetais, pertencentes a 393 gêneros e 102 famílias, tendo predominância de espécies arbóreas (663 espécies) (Costa *et al.* 2007).

O relevo da região da FLONA é plano e ondulado e sua drenagem é ramificada (Lisboa 1997). A FLONA é composta por diversas fraturas alargadas em razão de movimentos isostáticos, tais como regressões marinhas, os quais “afogaram” esta ria fluvial (Costa *et al.* 1997). No quaternário tardio o rio Amazonas e seus afluentes sofreram processos de aprofundamento, os transformando em verdadeiras “rias de água doce”, reflexo das sucessivas transgressões marinhas e as diminuições no nível de base oceânico (IBGE 1957). Os sedimentos de fundo desta área, datados por meio de radiocarbono, revelam que sua formação ocorreu há 11,5 mil anos, no Holoceno (IBGE 1957). Costa *et al.*, (2002) confirmam a formação lacustre concebida há 7000 mil anos, resultado da atenuação da correnteza pela barragem natural formada após a deposição sedimentar do rio Amazonas, confirmando assim que o episódio de aprofundamento do rio Amazonas deu origem a atual Baía de Caxiuanã.

### **3.1.3 Clima**

O clima da região possui pluviosidade média entre 2000 a 2500 mm, apresentando o trimestre mais seco entre os meses de setembro a novembro e mais chuvoso de fevereiro a abril (SUDAM 1984). Segundo a classificação definida por Köppen, o clima da região é do tipo Am, tropical quente e úmido, apresentando um período curto de estiagem. As chuvas possuem distribuição regular durante o ano (Fig.3). Anomalias na temperatura na superfície do mar (TSM) associadas ao deslocamento da Zona de Convergência intertropical (Hastenrath & Heller 1977) e influência de La Nina nos oceanos Pacífico e Atlântico estão diretamente relacionados a precipitação no leste da Amazônia (De Sousa 2003).

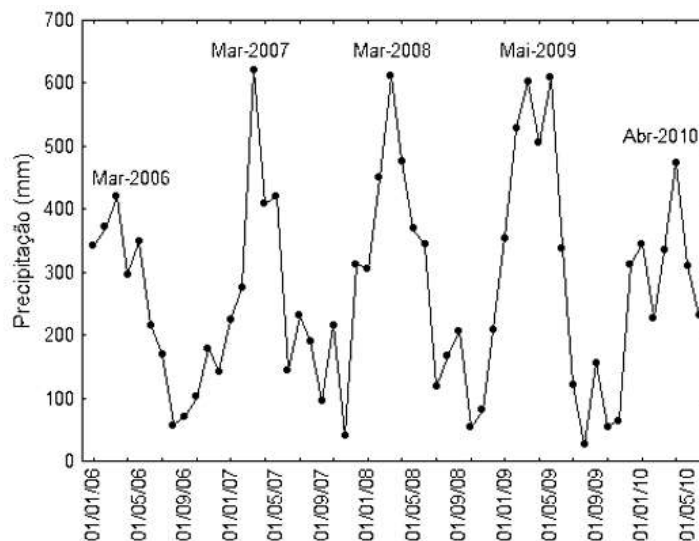


Figura 3 - Precipitação média na FLONA entre os anos de 2006 e 2010.  
Fonte: Montag (2006)

### 3.2 AMOSTRAGEM

A amostragem foi definida de acordo com o ambiente estudado: rio e baía. Como unidades hidrográficas foram selecionadas as seguintes: rio Caxiuanã, rio Pracupi, rio Cariatuba, igarapé Caquajó, baía de Caxiuanã e baía dos Botos. As pescarias experimentais nos pontos de amostragem foram realizadas nos meses de março e abril de 2004 (período de cheia) e novembro e dezembro de 2004 (período de seca). Cada unidade hidrográfica foi seccionada em forma de *quadrats* que mediam aproximadamente dois minutos de latitude ou longitude (aproximadamente 3 km)

Nos tributários optou-se por uma transeção longitudinal, pois os mesmos apresentavam, em geral, direção dominante de fluxo hídrico de oeste para leste. Entretanto, o rio Pracupi possui sentido sul –norte, sendo amostrado neste sentido. As baías, mais largas do que os tributários, possuem, também, predominância de direção sul – norte. Portanto, a existência de uma distância mínima de 3km entre as estações de uma mesma margem foi escolhida como critério, haja vista que poderia haver mudança de margem quando não houvesse possibilidade de alocar as estações de coleta (EC). Essa metodologia de espaçamento por 3km foi adotada como tentativa de diminuir o efeito do espaço, ou seja, diminuir as chances de uma pseudo réplica espacial, uma vez que os organismos coletados possuem estilo de vida livre a ativo, sendo de muito fácil sua movimentação longitudinal.

Foram selecionados 41 *quadrats* para se estabelecer as estações de coletas, cujo critério foi diferente para cada unidade (Fig. 4). Cada EC representa um *quadrat*, o qual contou com um conjunto de três baterias de redes.

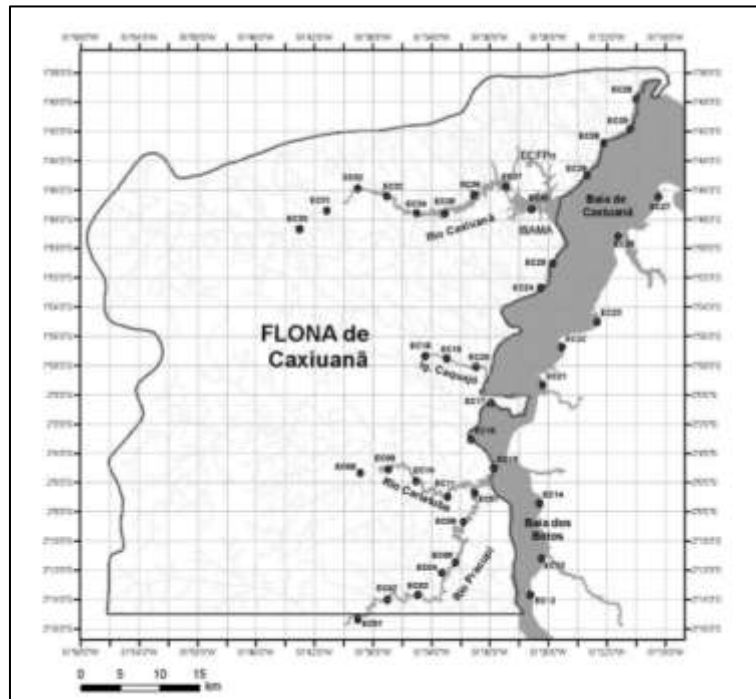


Figura 4 - Distribuição das estações de coleta (EC) de peixes ao longo dos sistemas de rios e baías próximos a FLONA de Caxiuana.  
Fonte: Montag (2006)

A coleta da ictiofauna foi realizada por meio de um conjunto de redes de espera (bateria de redes) com diferentes tamanhos de malhas (3 cm, 4 cm, 6 cm, 7 cm, 8 cm, 10 cm, 11 cm e 12 cm entre nós opostos), cada uma medindo 10 m de comprimento por 2 m de altura. A bateria de redes disposta em cada EC fez uma extensão de 80 m, e a cada vez que esta era estendida na água, representava uma unidade amostral. A exposição das redes acontecia no período de 0h às 08h da manhã, com auxílio de um pescador local, assim como a despesca.

Em relação aos dados abióticos foram utilizados um disco de *Secchi*, para medir a transparência e uma sonda multiparâmetro (modelo OAKTON 35630-00), para mensuração de temperatura (°C), condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) e pH. Os dados foram coletados em todas as 41 EC nos dois períodos amostrados, seca e cheia.

### 3.3 ANÁLISE DE DADOS

Uma matriz de presença e ausência foi construída, sendo 0 para ausência e 1 para presença da espécie de peixe em cada EC. Foi utilizado o índice co-ocorrência *Checkerboard Score* (C-Score, Stone & Roberts, 1990). Esse índice calcula a segregação dos pares de espécies, diferindo de outros índices mais rigorosos, como o Checkboard (Diamond 1975), por não exigir segregação completa dos pares de espécies analisados (Gotelli & Rohde 2002).

Para o cálculo do C-Score, primeiro é necessário calcular a Unidade Checkboard (UC) para cada espécie:

$$UC = (r_i - S) \cdot (r_j - S),$$

no qual S é o número de locais que contêm ambas as espécies e  $r_i$  e  $r_j$  são os totais das linhas para as espécies  $i$  e  $j$ . Após isso, é feita uma média entre todos os possíveis pares de espécies, obtendo assim o valor do C-Score:

$$C - Score = \frac{\sum UC}{R \cdot (R-1) / 2},$$

sendo R, o total de espécies em uma matriz.

O modelo nulo selecionado para gerar a aleatorização da matriz observada preservou o total de linhas (EC) e colunas (espécies), condicionando assim características ecológicas associadas à comunidade (algoritmo SIM9). Modelos nulos baseiam-se na independência de padrões de ocorrência e abundância de indivíduos (Hausdorf & Hennig 2007). A aleatorização desse modelo parte da premissa que todas as espécies estão fixadas em cada local, estimando-se a probabilidade de cada espécie aparecer em um local (EC) (Hausdorf & Hennig 2007, Hausdorf & Hennig 2003). Espécies que apresentaram frequência igual ou menor que duas presenças nas ECs foram retiradas da análise por serem consideradas raras. É recomendável a exclusão de espécies raras da análise, pois não é possível determinar se a raridade é artefato da amostragem ou não. Espécies raras podem aumentar as estimativas de co-ocorrência (Oliveira *et al.* 2005).

Caso os pares de espécies estejam estruturadas o índice registrará valores observados maiores do que valores esperados ao acaso. Todavia, quando os valores são menores do que o esperado ao acaso pode ser que haja afinidade ambiental entre as espécies, agregando-as (Boschilia *et al.* 2008).

A análise foi realizada com a utilização do programa R (versão 3.3.0). Dois pacotes de dados foram utilizados, o *cooccur* e o *EcoSimR* (o qual é uma versão do programa EcoSim700 na linguagem de programação do software livre R). O primeiro pacote, além de analisar a co-ocorrência dos pares de espécies, também explora como seria a distribuição independente de espécies nos locais amostrados, além de classificar as interações entre as espécies como positivas, negativas ou aleatórias. (Veech 2013). Para tanto, na análise do pacote *cooccur* espécies com valores de co-ocorrência esperado ao acaso com frequência menor do que 1 foram retiradas da análise. Isso se deve a aceitação de um limiar como verdadeiro (ou seja, `thresh = TRUE`). Esse filtro foi usado a fim de retriar pares de espécies que se espera o compartilhamento de locais, ou seja, pelo menos com uma presença nos locais, podendo assumir que talvez essas espécies sejam consideradas raras (Griffith *et al.* 2016). A partir desta análise foi gerada uma matriz triangular, a qual mostra a relação entre os pares de espécies, classificando-as como positiva, ao acaso ou negativa. O mesmo foi feito para as guildas tróficas, usando a mesma classificação das interações.

Primeiramente, os modelos nulos aleatorizaram a matriz com todos os dados e, posteriormente, cada ambiente (rios e baías) separadamente. De todas as unidades hidrográficas amostradas, duas foram excluídas (suas matrizes eram de tamanho insuficiente para que o pacote de análise *EcoSimR* pudesse efetuar a análise de co-ocorrência): igarapé Caquajó e rio Cariatuba. Para cada análise, a matriz observada foi aleatorizada 30000 vezes, corroborando com Lehsten & Harmand (2006), o que tornou possível a obtenção de dados com uma menor margem de erro e maior eficácia.

Para avaliar se existem diferenças em cada variável abiótica (transparência, pH, temperatura e condutividade) e as matrizes dos períodos de seca e cheia, uma análise de variância, ANOVA *one-way* (Kim & Kohout 1975) foi realizada. Caso os pressupostos de normalidade e homocedasticidade não fossem alcançados, uma análise não paramétrica (Kruskal & Wallis 1952) seria usada. Ambas as análises foram, então, executadas no programa STATISTICA 7.0.

#### 4 RESULTADOS:

No total foram encontradas 114 espécies distribuídas em 24 famílias de peixes teleósteos. Destas, as mais frequentes foram *Bryconops giacopinii* (4,9%); *Auchenipterichthys longimanus* (3,6%); *Metynnis sp.*, *Hoplias malabaricus* e *Ageneiosus ucayalensis* (2,9%) e *Cyphocharax abramoides* (2,8%).

Considerando todos os locais amostrados, o índice C-Score apresentou valores maiores que os gerados ao acaso (Tab.1;  $p < 0,001$ ). Esse resultado rejeita a hipótese nula, ou seja, a assembleia encontra-se espacialmente estruturada (Tabela 1).

Tabela 1- Resultados do índice C-Score para a análise de co-ocorrência dos peixes da assembleia dos rios e baías próximos a FLONA de Caxiuanã.

	<b>N</b>	<b>S</b>	<b>Obs.</b>	<b>Esp.</b>	<b>DP</b>	<b>p(obs&gt;esp)</b>
<b>Todos os Locais</b>	79	41	24,93	23,17	0,17	<b>&lt;0,001</b>
<b>Baía de Caxiuanã</b>	39	11	5,83	5,39	0,03	<b>&lt;0,001</b>
<b>Baía dos Botos</b>	16	6	1,73	1,59	0,03	<b>0,003</b>
<b>Rio Caxiuanã</b>	11	10	2,92	2,82	0,10	0,18
<b>Rio Pracupi</b>	9	7	1,05	1,08	0,07	0,74

*N* número de EC, *S* riqueza de espécies, *Obs* valores do C-Score observados, *Esp* valores do C-Score gerados ao acaso, *DP* desvio padrão.

Considerando os ambientes separadamente, as duas baías (dos Botos e de Caxiuanã) apresentaram um padrão de segregação entre os pares de espécies (Tabela 1) enquanto que, os rios Caxiuanã e Pracupi não apresentaram uma organização espacial de co-ocorrência detectável ( $p=0,18$  e  $0,74$  respectivamente).

Pode-se observar que nas baías um padrão de distribuição espacial é identificado, uma vez que o valor observado não foi sobreposto ao intervalo de frequências esperadas ao acaso. Já nos rios Caxiuanã e Pracupi, o contrário ocorreu. O valor observado pelo C-Score foi detectado dentro das frequências de valores esperados ao acaso, não sendo detectado um padrão de distribuição dos pares de espécies.

A partir dos dados obtidos por UC, uma matriz triangular de relações entre as espécies foi gerada, de modo que esta mostrou interações de segregação (positivas), co-ocorrência (negativas) e aleatórias (ao acaso) que as espécies apresentam entre si.

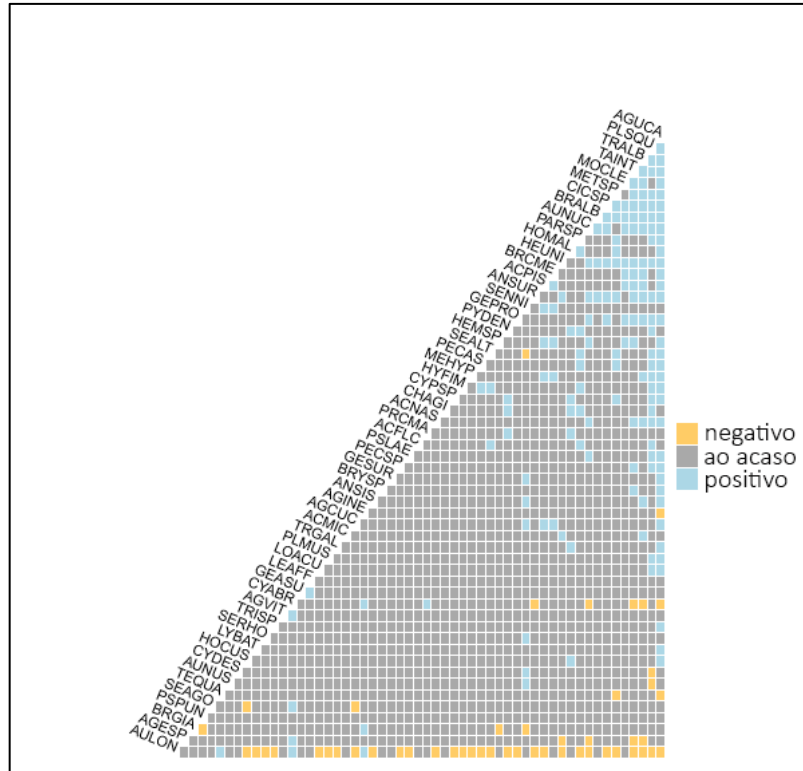


Figura 5 - Matriz de interação entre as espécies geradas a partir da análise de co-ocorrência. Siglas referente as espécies analisadas: AGUCA: *Ageneiosus ucayalensis*, PLSQU: *Plagioscion squamosissimus*, TRALB: *Triportheus albus*, TAINI: *Tatia intermedia*, MOCLE: *Moenkhausia lepidura*, METSP: *Metynnis sp.*, CICSP: *Cichla sp.*, BRALB: *Bryconops alburnoides*, AUNUC: *Auchenipterus nuchalis*, PARSP: *Parauchenipterus sp.*, HOMAL: *Hoplias malabaricus*, HEUNI: *Hemiodus unimaculatus*, BRCME: *Bryconops melanurus*, ACPIS: *Acestrorhynchus microlepis*, ANSUR: *Anchovia surinamensis*, SENNI: *Serrasalmus eigenmanni*, GEPRO: *Geophagus proximus*, PYDEN: *Pygopristis denticulata*, HEMSP: *Hemiodus sp.*, SEALT: *Serrasalmus altipinnis*, PECAS: *Pellona castelnaeana*, MEHYP: *Metynnis hypsauchen*, HYFIM: *Hypophthalmus fimbriatus*, CYPSP: *Cyphocharax sp.*, CHAGI: *Charax gibbosus*, ACNAS: *Acaronia nasa*, PRCMA: *Pristobrycon maculipinnis*, ACFLC: *Acestrorhynchus falcirostris*, PSLAE: *Pseudoloricaria laeviuscula*, PECSP: *Peckoltia sp.*, GESUR: *Geophagus surinamensis*, BRYSP: *Bryconops sp.*, ANSIS: *Anchovia surinamensis*, AGINE: *Ageneiosus inermis*, AGCUC: *Ageneiosus ucayalensis*, ACMIC: *Acestrorhynchus microlepis*, TRGAL: *Trachelyopterus galeatus*, PLMUS: *Plagioscion squamosissimus*, LOACU: *Loricariichthys acutus*, LEAFF: *Leporinus affinis*, GEASU: *Geophagus surinamensis*, CYABR: *Cyphocharax abramoides*, AGVIT: *Ageneiosus vittatus*, TRISP: *Triportheus sp.*, SERHO: *Serrasalmus rhombeus*, LYBAT: *Lycengraulis batesii*, HOCUS: *Hoplias sp.*, CYDES: *Cyphocharax sp2.*, AUNUS: *Auchenipterichthys sp.*, TEQUA: *Tetranematichthys quadrifilis*, SEAGO: *Serrasalmus gouldingi*, PSPUN: *Pseudoloricaria punctata*, BRGIA: *Bryconops giacopinii*, AGESP: *Ageneiosus sp.* e AULON: *Auchenipterichthys longimanus*.

A relação entre os pares de espécies pode ser classificada como positiva, quando os valores observados são maiores do que os esperados ao acaso fazendo com que haja uma segregação dos pares de espécies. Pode ainda ser aleatório, indicando que o índice não conseguiu identificar um padrão, nem de segregação e nem de co-ocorrência dos pares de espécies (Fig. 5).

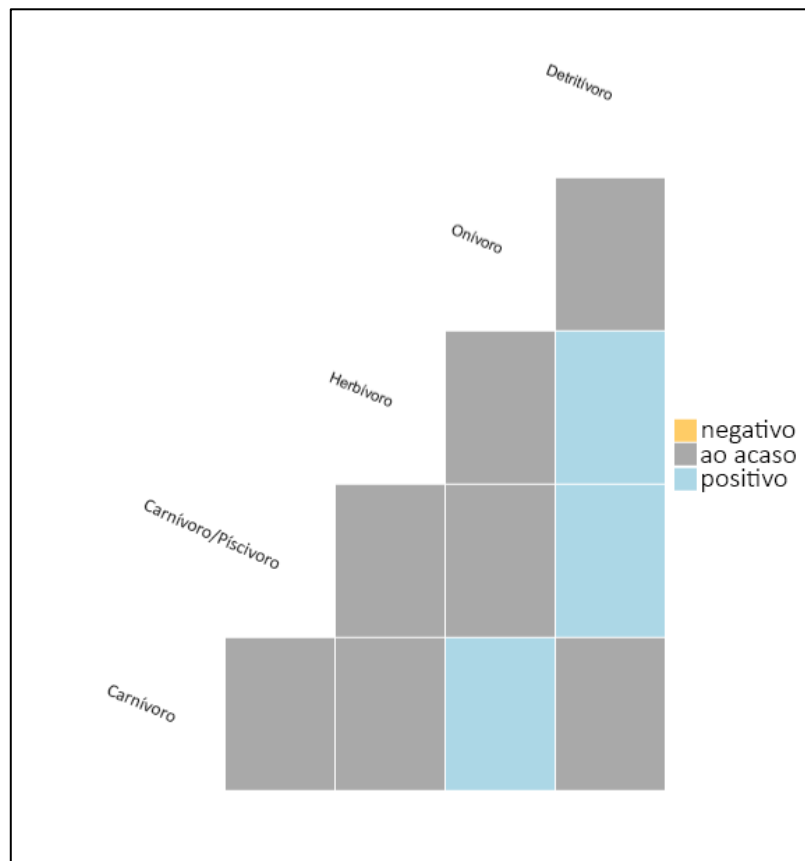


Figura 6 - Matriz de interação entre as guildas tróficas gerada a partir da análise de co-ocorrência

A análise de interações entre guildas tróficas sugere que os pares de espécies os quais partilham de recursos distintos podem co-ocorrer na mesma área. Esse fato pode ser visto, por exemplo, nas interações ao acaso entre carnívoros/piscívoros e herbívoros de forma indireta (Fig. 6). Assim como, dentre as guildas amostradas não há, registradas em análises, relações negativas, ou seja, uma possível co-ocorrência por recursos.

Quanto aos dados abióticos, os pressupostos da análise de variância paramétrica não foram alcançados, sendo realizada uma análise não paramétrica. Temperatura ( $H_{1,81}$ ;  $p=0.03$ ) e transparência d'água ( $H_{1,81}$ ;  $p=0.02$ ) foram significativamente diferentes em relação aos períodos sazonais de seca e cheia. Já condutividade elétrica e pH não apresentaram diferenças significativas ( $p=0.12$  e  $p=0.89$  respectivamente).

## 5 DISCUSSÃO:

Os estudos de comunidades em ecossistemas aquáticos compreendem não só o comportamento das espécies como também os fatores que proporcionam sua estrutura no habitat, tornando-se crucial o estudo de padrões espaço-temporais em tais comunidades. Essa relação espacial pode ser evidenciada, de forma clara, em comunidades aquáticas, nas quais se assumem como detentoras de uma relação entre suas espécies e a estrutura espacial (Oliveira *et al.* 2005). A partir deste estudo foi possível refutar parte desta prerrogativa, uma vez que nem todos os locais analisados apresentaram padrões de segregação entre pares de espécies, como também descrever a comunidade baseada em seus habitats e suas relações, tanto entre espécies quanto entre as guildas dessa assembleia.

Uma extensa discussão vem sendo pautada nas últimas décadas sobre o uso de índices que buscam identificar padrões de distribuição espaço-temporais das espécies (Diamond, 1975, Harvey *et al.* 1983, Gotelli 2000, Wiegand & Moloney 2004). Logo, esta abordagem teórica sobre co-ocorrência contribuiu para esclarecer a aplicação de um destes índices (C-Score) na busca por padrões de co-ocorrência em diferentes sistemas aquáticos (rios e baías). Por meio de modelos nulos associados ao índice C-Score proposto por Stone & Roberts (1990), foi possível expor a diferença dos sistemas de montagens observados e dos gerados ao acaso.

Um padrão de não co-ocorrência dos pares de espécies é reflexo, dentre outros fatores, de associações negativas (Oliveira *et al.*, 2005). Vários fatores podem contribuir para esse padrão de distribuição dos pares de espécies. Diamond (1975) sugere que os padrões não aleatórios encontrados em comunidades são causados por relações interespecíficas de competição. Connor e Simberloff (1979), por outro lado, apresentam uma visão diferente, atribuindo o padrão a colonizações aleatórias e interações livres de competição.

Outra possível explicação, dentro da visão de Diamond (1975), é a relação que as espécies desempenham entre si baseadas em suas guildas tróficas. Como exposto por Oliveira *et al.* (2005) e Freitas *et al.* (2011), a dinâmica de espécies em comunidades pode ser descrita como reflexo direto de seus hábitos alimentares, busca por recursos e estratégias adaptativas ao longo de um dia ou sazonalmente. A Figura 5 mostra uma relação que pode sugerir um comportamento mais oportunista da espécie *Auchenipterichthys longimanus* (AULON) do que outras espécies, as quais possuem tipos de alimentos específicos (e.g. espécies

estritamente carnívoras, piscívoras, invertívoras). Interações classificadas como negativas revelam pares de espécies as quais o índice encontrou co-ocorrendo. A espécie *Auchenipterichthys longimanus* (AULON) é detentora do maior número de co-ocorrências com as outras espécies, considerando todos os locais, sendo classificada, conforme sua guilda como onívora. Dentre os pares de espécies, esta é a que mais co-ocorre com as outras nos locais amostrados, corroborando com Montag (2013) observando que *Auchenipterichthys longimanus* (AULON) é muito abundante e frequente nos sistemas aquáticos que rodeiam a FLONA. Entretanto, apesar da análise de co-ocorrência ter mostrado que essa espécie é a que mais co-ocorre em todos os locais, ela é restrita a ambientes de rios, não sendo frequente nas baías (Freitas *et al.* 2017).

A espécie *Ageneiosus ucayalensis* (AGUCA), por ser estritamente carnívora, apresentou o maior número de relações de segregação com as outras espécies. Pode-se observar que sua interação com a espécie *Cyphocharax abramoides* (CYDES), que é detritívoro, foi positiva. *Bryconops giacopinii* (BRGIA) apesar de ser a espécie mais frequente, é a que possui mais interações descritas como aleatória. O modelo nulo não conseguiu detectar a presença ou ausência de um padrão de co-ocorrência para os pares dessa espécie. Interações classificadas como ao acaso podem ter sua base no fato das espécies ocuparem diferentes posições na coluna d'água. Ou seja, apesar de pertencerem a mesma guilda, elas acabam indiretamente não disputando o mesmo recurso (Fig.8). Essa variação na coluna d'água pode ser observada diária ou sazonalmente, sendo esta acompanhada pela mudança dos itens alimentares das mesmas (Ferraris Jr 2003, Freitas *et al.* 2011).

Um exemplo entre as interações negativas, ou seja, que co-ocorrem, entre guildas é a desempenhada por espécies oportunistas, as quais, conseguem seus recursos a partir de rejeitos deixados por espécies carnívoras nucleares (Sabino *et al.* 2017). Essa relação, não necessariamente precisa ser dar de forma direta, mas pode ocorrer e acaba por influenciar não só na dinâmica de interações dentro da comunidade como também na distribuição espacial da mesma. Portanto, as interações entre as espécies, assim como interações entre suas guildas, podem ser classificadas como fatores estruturantes à comunidade.

Isso leva a crer que a segregação de pares de espécies pode ser causada pela competição por recursos. Uma vez que a distribuição espacial de várias espécies é uma resposta à estratégia de vida, uso de recursos e natalidade das mesmas, e ainda espécies generalistas, dependentes de recursos autóctones, são mais facilmente encontradas nessa região por conta dos fatores físicos do ambiente, como cobertura vegetal (Arantes *et al.* 2017).

O fator sazonalidade foi descartado como sendo mecanismo gerador do padrão espacial, uma vez o regime fluviométrico variou pouco durante as coletas (Montag 2006).

Após a visualização dos dados é possível inferir que espécies de mesma guilda podem ocupar o mesmo espaço e não necessariamente usufruir de um mesmo recurso, possivelmente mostrado nas relações ao acaso. O recurso pode ser distribuído ao longo da coluna d'água e usado por espécies de mesma guilda com posições diferentes no ambiente (e.g. espécies bentônicas e espécies pelágicas que usam o mesmo recurso).

Já Gotelli & McCabe (2002), atribuem o padrão de distribuição a um “hábitat de possíveis configurações”, as espécies podem se segregar não por interações competitivas, mas sim devido a processos evolutivos, descartando habitats com os quais não haja afinidade para a sobrevivência. Se os habitats puderem ser definidos por afinidades, ou seja, características que os tornem menos distintos, os efeitos dos padrões de distribuição podem ser verificados estatisticamente (Schoener & Adler 1991). Este fato pode ser pautado na relação espacial existente entre as baías, com área maior, e os rios, os quais possuem área e volume menor. Portanto, esses “habitats de possíveis configurações”, nos quais as espécies se estabeleceram ao longo do tempo, podem ser observados na área de Caxiuanã, a qual sofreu mudanças em sua geologia no Holoceno com a mudança de direção do fluxo do rio Amazonas. E ainda, essa área possui uma homogeneidade tanto em distribuição de espécies quanto nos parâmetros abióticos (Montag 2006).

Apesar das frequências das espécies não terem variado muito, ou seja, tendo uma certa homogeneidade espacial na presença de espécies nos locais, foi vista a relação entre as espécies e entre suas guildas tróficas. Seria então, possível aceitar a hipótese de que, em geral, as espécies da assembleia de peixes de Caxiuanã estão espacialmente estruturadas e parte dessa estrutura é tanto reflexo das interações interespecíficas quanto de processos evolutivos do habitat.

## 6 CONCLUSÃO

Nesse trabalho foi observado que rios e baías diferiram quanto ao padrão de segregação de pares de espécies de peixes na FLONA de Caxiuanã no período amostrado. As assembleias de peixes nas baías apresentaram um padrão espacial de co-ocorrência, enquanto que os rios não. Ainda foi possível observar a relação entre guildas sugerem que esta seja um fator que estruturador das espécies nos ambientes analisados. Fatores abióticos como temperatura e transparência d'água, apesar de terem variado, provavelmente não influenciaram diretamente na preferência das espécies por habitats, uma vez que esta área é caracterizada como homogênea. O papel do estudo foi, não só contribuir para estudos em ecologia de comunidades, mas também elucidar dúvidas quanto a organização espaço-temporal dos pares de espécies e suas interações e o provável efeito de processos evolutivos do habitat sobre a comunidade. O trabalho também quis fomentar debates que ainda se mantêm na ecologia de comunidades como de quais seriam realmente os fatores que estruturam uma comunidade? Eles realmente podem ser evidenciados a partir da identificação da segregação de pares de espécies? A abordagem da co-ocorrência de pares de espécies é eficiente para desvendar as relações intrínsecas às comunidades?

Foi possível observar que as duas linhas de pesquisas (relações interespecíficas de competição e colonizações aleatórias e interações livres de competição) que buscam explicar padrões de co-ocorrência entre pares de espécies funcionam muito bem em conjunto. Esses padrões podem ser vistos a partir de dados de segregação de pares de espécies na comunidade. É possível utilizar a análise de co-ocorrência como uma ferramenta eficiente, a qual responde de forma satisfatória na busca da identificação das relações estruturantes de uma comunidade. Contudo, a busca por explicações mais completas deve ser feita continuamente, agregando uma maior quantidade de dados sobre as relações entre as espécies e o ambiente, para que então, seja possível fortalecer e contribuir para estudos mais precisos em ecologia de comunidades e atividades de manejo e/ou conservação.

## REFERÊNCIAS:

- Arantes C. C., Winemiller K. O., Petrere M., Castello L., Freitas C. E., Hess L. L. 2017. Relationships between forest cover and fish diversity in the Amazon River floodplain. *Journal of Applied Ecology*, **55**(1): 386-395.
- Barthem R. B. & Fabr e N. N. 2004. Biologia e diversidade dos recursos pesqueiros da Amaz nia. In: Ruffino M. L. (Ed.). *A pesca e os recursos pesqueiros na Amaz nia brasileira*. Manaus, ProV rzea. v.1, p. 17-62.
- Boschilia S. M., Oliveira E. F., Thomaz S. M. 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? an analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia*, **156**(1): 203-214.
- Bowen S. H. 1984. Detritivory in neotropical fish communities. In: Zaret T. M. (Ed.). *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes*. Netherlands, Springer, p. 59-66.
- Casatti L., Ferreira C. de P., Carvalho F. R. 2009. Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: an assessment of two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia*, **632** (1): 273-283.
- Casatti L., Mendes H. F., Ferreira K. M. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema river, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63** (2):213-222.
- Connor E. F., & Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology*, **60** (6):1132-1140.
- Costa M. L., Kern D. C., Behling H., Borges M. S. 2002. Geologia. In: Lisboa P. L. B. (Org.). *Caxiuan : popula es tradicionais, meio f sico e diversidade biol gica*. Bel m, Museu Paraense Em lio Goeldi, p. 179-205.
- Costa M. L., Moraes E. L., Behling H., Melo J. C. V., Siqueira N. V. M., Kern D. C. 1997. Os sedimentos de fundo da Ba ia de Caxiuan . In: Lisboa P. L. B. (Org.). *Caxiuan *. Bel m, Mus Par Em Goeldi, p. 121-137.
- Costa R. F., da Silva V. D. P., Ruivo M. L., Meir P., Costa A. C., Malhi Y. S., Grace J. 2007. Transpira o em esp cie de grande porte na Floresta Nacional de Caxiuan , Par  Transpiration in large size species in Caxiuan  National Forest, in the State of Par , Brazil. *Revista Brasileira de Engenharia Agr cola e Ambiental-Agriambi*, **11**(2): 180-189.
- Detenbeck N. E., DeVore P. W., Niemi G. J., Lima A. 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory. *Environmental Management*, **16**(1): 33-53.
- Diamond J. M. & Case T. J. (Ed.). 1986. *Community ecology*. New York, Harper & Row.
- Diamond J. 1975. Assembly of species communities. In: Cody M.in L. & Diamond J. M. *Ecology and evolution of communities*. Harvard, Harvard University Press, p. 342-344.

- Ferraris Jr. C. J. 2003. Family achenipteridae. *In*: Reis R. E., Kullander S. O., Ferraris Jr. C. J. (Eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, EDIPUCRS, 742p.
- Freitas T. M. D. S., Almeida V. H. D. C., Valente R. D. M., Montag L. F. D. A. 2011. Feeding ecology of *Auchenipterichthys longimanus* (Siluriformes: Auchenipteridae) in a riparian flooded forest of Eastern Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**(3):629-636.
- Freitas T., Montag L. F., Barthem R. B. 2017. Distribution, feeding and ecomorphology of four species of Auchenipteridae (Teleostei: Siluriformes) in Eastern Amazonia, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, **107**: 00-00.
- Garrison L. P. & Link J. S. 2000. Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *ICES journal of Marine Science*, **57**(3): 723-730.
- Gophen M., Ochumba P. B. O., Pollinger U., Kaufman L. S. 1992. Nile perch (*Lates niloticus*) invasion in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, **25**(2): 856-859.
- Gorman O. T. & Karr J. R. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, **59**(3): 507-515.
- Gotelli N. J. 2000. Null model analysis of species co- occurrence patterns. *Ecology*, **81**(9): 2606-2621.
- Gotelli N. J. & McCabe D. J. 2002. Species co- occurrence: A meta- analysis of jm diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**(8): 2091-2096.
- Gotelli N. J. & Rohde K. 2002. Co- occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters*, **5**(1): 86-94.
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. 2016. Cooccur: probabilistic species co- occurrence analysis in R. *J Stat Softw*, **69**(2): 1-17.
- Grossman G. D., Dowd, J. F., Crawford M. 1990. Assemblage stability in stream fishes: a review. *Environmental management*, **14**(5): 661-671.
- Guisan A. & Zimmermann N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, **135**(2): 147-186.
- Harvey P. H., Colwell R. K., Silvertown J. W., May R. M. 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**(1): 189-211.
- Hastenrath S. & Heller L. 1977. Dynamics of climatic hazards in northeast Brazil. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **103**(435): 77-92.
- Hausdorf B. & Hennig C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology*, **52**(5): 717-723.
- Hausdorf B. & Hennig C. 2007. Null model tests of clustering of species, negative co- occurrence patterns and nestedness in meta- communities. *Oikos*, **116**(5): 818-828.

- Hurd L. E., Sousa R. G., Siqueira-Souza F. K., Cooper G. J., Kahn J. R., Freitas C. E. 2016. Amazon floodplain fish communities: Habitat connectivity and conservation in a rapidly deteriorating environment. *Biological Conservation*, **195**: 118-127.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 1957. Enciclopédia dos municípios brasileiros. *I volume, Rio de Janeiro: IBGE*, 435p.
- Jackson D. A. & Harvey, H. H. 198). Biogeographic associations in fish assemblages: local vs. regional processes. *Ecology*, **70**(5): 1472-1484.
- Jackson D. A., Peres-Neto P. R., Olden J. D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**(1): 157-170.
- Kim J. O. & Kohout F. J. 1975. *Analysis of variance and covariance: subprograms ANOVA and ONEWAY*. Statistical package for the social sciences, p. 398-433.
- Kruskal W. H. & Wallis W. A. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association*, **47**(260): 583-621.
- Lehsten V. & Harmand P. 2006. Null models for species co- occurrence patterns: assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography*, **29**(5): 786-792.
- Lisboa P. L. B. 1997. *Caxiuanã*. McT/Cnpq Museu Paraense Emilio Goeldi. 446p.
- Lowe-McConnell R. H. 1969. Speciation in tropical freshwater fishes. *Biological Journal of the Linnean society*, **1**(1-2): 51-75.
- Lowe-McConnell R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. 400p.
- Mendonça F. P., Magnusson W. E., Zuanon J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, **2005**(4): 751-764.
- Montag L. F. A. 2006. *Ecologia, pesca e conservação dos peixes na floresta nacional de Caxiuanã (Municípios de Melgaço e Portel-Pará-Brasil)*, PhD Thesis, Department of Zoology, Universidade Federal do Pará, Belém, PA, Brazil, 143p.
- Montag L. F. A., Freitas T. M. S., Benone N. L., Ferreira C. P., Wosiacki W. B., Barthem R. B. 2013. Ecologia de peixes em um “quase-lago” da Amazônia Oriental. In: Lisboa P. L. B. (Ed.). *Caxiuanã: paraíso ainda preservado*. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 577-593.
- Moraes J. C., Costa J. D. P., Rocha E. J. P., Silva I. M. O., Lisboa P. L. B. 1997. *Estudos hidrometeorológicos na bacia do rio Caxiuanã*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. p. 85-95.
- Oliveira E. F. & Goulart E. 2000. Distribuição espacial de peixes em ambientes lênticos: interação de fatores. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **22**: 445-453.

- Oliveira E. F., Minte-Vera, C. V., Goulart E. 2005. Structure of fish assemblages along spatial gradients in a deep subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay border). *Environmental Biology of Fishes*, **72**(3): 283-304.
- Perrson L. 1997. Competition, predation and environmental factors and environmental factors structuring forces in freshwater fish communities: Sumari (1971) revisited. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **54**: 85-88.
- Price P. W. S., Gaud C. N., William, S. 1984. *A new ecology novel approaches to interactive systems* (No. 574.5 A5), 515p
- Raes N. & ter Steege H. 2007. A null- model for significance testing of presence- only species distribution models. *Ecography*, **30**(5): 727-736.
- Rodríguez M. A. & Lewis W. M. 1994. Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, **99**(1): 166-180.
- Sabino J., Andrade L. P., Sazima I., Teresa F. B., Floeter S. R., Sazima C., Bonaldo R. M. 2017. Following fish feeding associations in marine and freshwater habitats. *Marine and Freshwater Research*, **68**(2): 381-387.
- Savino J. F. & Stein R. A. (1989). Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal behaviour*, **37**: 311-321.
- Schlosser I. J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological monographs*, **52**(4): 395-414.
- Schoener T. W. & Adler G. H. 1991. Greater resolution of distributional complementarities by controlling for habitat affinities: a study with Bahamian lizards and birds. *The American Naturalist*, **137**(5): 669-692.
- Sousa E. P. P. 2003. Relações entre as anomalias de TSM do Atlântico e Pacífico e as precipitações na Amazônia oriental. MS Dissertation, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 80p.
- Stone L. & Roberts A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**(1): 74-79.
- Strong Jr D. R., Simberloff D., Abele L. G., Thistle A. B. (ed). 2014. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton, Princeton University Press, 630p.
- Superintendência do Desenvolvimento da Amazônia (SUDAM). 1984. *Atlas climatológico da Amazônia brasileira*. Belém, SUDAM, 39, p. 1-125.
- Veech J. A. 2013. A probabilistic model for analysing species co- occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, **22**(2): 252-260.
- Weiher E. & Keddy P. (ed.). 2001. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Welcomme R. L. 1985. *River fisheries [Pesca fluvial]*. [S.l.], FAO fisheries technical paper, 330p.

Wiegand T. & Moloney A. K. 2004. Rings, circles, and null- models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**(2): 209-229.