



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPUS I
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ANA MÁRCIA PINTO DOS SANTOS

RESPOSTAS FUNCIONAIS DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE RIACHOS
INTERMITENTES AOS DISTÚRBIOS HIDROLÓGICOS NATURAIS

CAMPINA GRANDE – PB

2021

ANA MÁRCIA PINTO DOS SANTOS

**RESPOSTAS FUNCIONAIS DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE
RIACHOS INTERMITENTES AOS DISTÚRBIOS HIDROLÓGICOS
NATURAIS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba- PPGEC/UEPB- como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Bianca de Freitas Terra

CAMPINA GRANDE – PB

2021

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

S237r Santos, Ana Márcia Pinto dos.
Repostas funcionais das assembleias de peixes de riachos intermitentes aos distúrbios hidrológicos naturais [manuscrito] / Ana Márcia Pinto dos Santos. - 2021.
60 p.

Digitado.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2021.
"Orientação : Profa. Dra. Bianca de Freitas Terra , Departamento de Biologia - CCBS."
1. Ictiofauna. 2. Ecologia aquática. 3. Diversidade funcional. I. Título

21. ed. CDD 577.64

ANA MÁRCIA PINTO DOS SANTOS

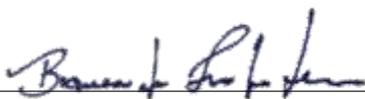
**RESPOSTAS FUNCIONAIS DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE
RIACHOS INTERMITENTES AOS DISTÚRBIOS HIDROLÓGICOS
NATURAIS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba- PPGEC/UEPB- como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Bianca de Freitas Terra

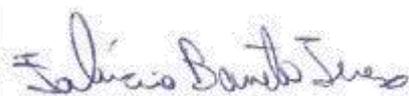
Aprovada em: 30/08/2021

BANCA EXAMINADORA



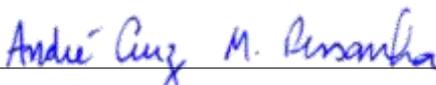
Professora Dra. Bianca de Freitas Terra (Orientadora)

Universidade Estadual Vale do Acaraú – UEVA



Professor Dr. Fabrício Barreto Teresa

Universidade Estadual de Goiás - UEG



Professor Dr. André Luiz Machado Pessanha

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

AGRADECIMENTOS

À minha avó, Hortência (in memoriam), por todo o cuidado e amor que me foram proporcionados durante este momento tão complexo de minha vida acadêmica. Mesmo que lhe faltasse compreensão em relação à minha rotina de estudos, sempre me incentivou e me apoiou com todo carinho em minhas decisões. Muito obrigada mãezinha!

Aos meus irmãos, Marcos Filho, Márcio e Matheus, por toda a inspiração e apoio que me proporcionaram para eu poder enfim concluir esta fase. Obrigada por me ensinarem o que é persistência. Agradeço também à minha cunhada Aylla, que sempre foi minha fonte de desabafo, muito obrigada por tanto apoio e amor.

Aos meus amigos (a), Marcela, Túlio e Yarley, que para mim serão sempre sinônimo de “LAR”. Obrigada por sempre estarem presentes neste momento tão intenso que foi o mestrado. Obrigada por todo o apoio emocional, pelas conversas descontraídas na madrugada e por sempre me escutarem nos momentos mais delicados.

Ao Lucas Andrade, por toda a paciência e tranquilidade que tanto foram ausentes em mim nestes últimos anos. Obrigada pelo companheirismo, amor e dedicação que me foram proporcionados. Não podia deixar de agradecer-lhe por ser esse excelente biólogo, pois me inspiro diariamente em sua paixão e dedicação.

Aos meus parceiros e parceiras de laboratório (LECA) que acompanharam e me auxiliaram de perto neste processo para a conclusão do meu objetivo, e são eles: Larissa, Lucas Fernandes, Lucas Menezes, Rebeca e Ana Luísa. Obrigada por todo o apoio, por toda a sintonia de trabalho em equipe, e pelas conversas. Além destes, gostaria de agradecer ao meu amigo acadêmico Alexandre, que por vezes não hesitou em me ajudar com minhas dúvidas e questionamentos intermináveis, obrigado por tanto.

Às minhas amigas, Geniane, Cinthya, Denize e Graciele, obrigada por tudo que me proporcionaram ao dividir os perrengues, alegrias e dramas comigo nestes últimos anos morando com vocês. Vocês foram uma válvula de escape do meu mundo acadêmico e tornaram meus dias melhores. Vocês são incríveis!

À minha orientadora, Bianca Terra, obrigada por tanto! Pelo imenso aprendizado que me proporcionou ao aceitar ser minha orientadora lá em 2016. Obrigada por todos os ensinamentos e por mostrar-me o caminho para fazer ciência. Obrigada pela paciência e pelo apoio. Você é uma pessoa que me faz acreditar que mesmo com as adversidades da vida ainda podemos contribuir com algo de bom para o mundo.

À coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, por todo o apoio prestado a mim quando solicitei.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos.

*“Onde as necessidades do mundo e seus talentos se cruzam,
aí está a sua vocação”*

Aristóteles (384 – 322 a. C.)

RESUMO

Distúrbios naturais como a cheia e a seca dos rios estão direta e indiretamente relacionados a montagem das comunidades biológicas, já que estes eventos podem promover tanto a perda, quanto o estabelecimento de novas espécies. Os organismos podem apresentar diferentes respostas a estes distúrbios e a avaliação destas respostas através da diversidade funcional tem sido amplamente utilizada nos últimos anos. Este estudo foi realizado com o intuito de avaliar a resposta funcional das assembleias de peixes aos distúrbios hidrológicos naturais (cheia e seca) em riachos intermitentes. Foram utilizadas medidas morfológicas para o cálculo dos índices de Riqueza Funcional (FRic), Uniformidade Funcional (FEve), Especialização Funcional (FSpe) e Originalidade Funcional (FOri). Apenas FOrí mostrou diferença significativa entre as fases hidrológicas apresentando-se maior (assembleias menos redundantes) na fase de seca ($t = -4,74$, $p < 0,05$). Os atributos funcionais que mais contribuíram para a separação das espécies na fase de cheia estavam relacionados a forma de aquisição de alimento (abertura relativa da boca, tamanho do olho e comprimento dos rastos branquiais), e na fase de seca os atributos que mais contribuíram para separação das espécies foram relacionados a locomoção e alimentação (*e.g.* abertura da boca, superfície transversal do corpo, altura relativa do pedúnculo caudal). A filtragem biótica pode ter sido um fator importante para a menor redundância na fase de seca, levando as espécies a utilizarem seu atributos de forma mais única para poderem coexistir. Além disto, o tipo de amostragem e a escala temporal utilizada aqui podem não ter sido suficientes para refletir mudanças na estrutura funcional. Estudos como este com abordagem funcional em rios intermitentes, principalmente com foco na redundância funcional, ainda são emergentes, mas a compreensão de como as comunidades bióticas respondem aos distúrbios é essencial para subsidiar a gestão e o planejamento ambiental considerando cenários futuros de mudanças climáticas e ampliação da distribuição desses ecossistemas.

PALAVRAS-CHAVE: Ictiofauna. Ecologia Aquática. Diversidade Funcional.

ABSTRACT

Natural disturbances such as river floods and droughts are directly and indirectly related to the assembly of biological communities, as these events can promote both the loss and the establishment of new species. Organisms can show different responses to these disturbances and the evaluation of these responses through functional diversity has been widely used in recent years. This study was carried out with the objective of to evaluate the functional response of fish assemblages to natural hydrological disturbances (flood and drought) in intermittent streams. Morphological measures were used to calculate the indices of Functional Richness (FRic), Functional Evenness (FEve), Functional Specialization (FSpe) and Functional Originality (FOri). Only FORi showed a significant difference between the hydrological phases, being higher (less redundant assemblies) in the dry phase ($t = -4.74$, $p < 0.05$). The functional attributes that most contributed to the separation of species in the flood phase were related to the form of food acquisition (relative mouth opening, eye size and length of gill raker), and in the dry phase the attributes that most contributed to species separation were related to locomotion and feeding (e.g. mouth opening, transverse body surface, relative height of the caudal peduncle). Biotic filtering may have been an important factor for the lower redundancy in the dry phase, leading species to use their attributes in a more unique way to be able to coexist. Furthermore, the type of sampling and the time scale used here may not have been sufficient to reflect changes in the functional structure. Studies like this one with a functional approach in intermittent streams, mainly focusing on functional redundancy, are still emerging, but understanding how biotic communities respond to disturbances is essential to support environmental management and planning considering future scenarios of climate change and expansion of the distribution of these ecosystems.

KEY WORDS: Ichthyofauna. Aquatic Ecology Functional Diversity.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	9
REFERÊNCIAS	12
APÊNDICES	15
APÊNDICE A - ARTIGO	16
APÊNDICE B – GRÁFICO DE PRECIPITAÇÃO MÉDIA DA BACIA DO RIO ACARAÚ	49
APÊNDICE C – TRECHOS DOS CINCO RIOS AMOSTRADOS NAS FASES DE CHEIA E SECA	50
APÊNDICE D – DESENHO ESQUEMÁTICO DA AMOSTRAGEM REALIZADA ..	52
APÊNDICE E – NÚMERO DE INDIVÍDUOS DE CADA ESPÉCIE SELECIONADOS PARA A MENSURAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS NAS FASES DE CHEIA E POÇAS	53
APÊNDICE F – DESENHO ESQUEMÁTICO DAS MEDIDAS MORFOLÓGICAS EXTERNAS E INTERNAS MENSURADAS (DEFINIÇÃO DOS CÓDIGOS DISPOSTA NA TABELA 3)	54
APÊNDICE G – ESPAÇOS FUNCIONAIS OBTIDOS ATRAVÉS DO CÁLCULO DOS ÍNDICES DE DIVERSIDADE POR AMOSTRAS NAS FASES DE CHEIA E SECA .	55

1 INTRODUÇÃO GERAL

Ecológos de comunidades, macroecologistas e biólogos conservacionistas têm cada vez mais buscado quantificar as diversas facetas da diversidade dentro das comunidades biológicas (DEVICTOR, et al., 2010). Porém, facetas tradicionais de diversidade como a diversidade taxonômica apresentam alguns pontos fracos, como o fato de não integrarem as diferenças fisiológicas e fenológicas das espécies e, portanto, não refletirem totalmente as ligações entre flutuação ambiental, ocorrência de espécies e processos comunitários (GERISCH, et al., 2012; PETCHEY, et al., 2009). Visto isso, a diversidade funcional surgiu como uma alternativa robusta para a compreensão da diversidade biológica. A diversidade funcional refere-se aos componentes da diversidade que influenciam o funcionamento do ecossistema, e é mensurada pela amplitude dos valores dos atributos das espécies (TILMAN, 2001). Estes atributos podem ser característica morfológica, fenológica ou fisiológica dos indivíduos (e.g. tamanho do corpo, biomassa) (VIOLLE, et al., 2007; NAEEM & WRIGHT, 2003). Assim, a abordagem funcional conecta a estrutura da comunidade às funções do ecossistema. Por exemplo, o tamanho corporal dos indivíduos está relacionado às funções como o crescimento e alocação de energia (CEULEMANS, et al., 2019). O termo “função” em ecossistemas, está relacionado à transformação e ciclagem de matéria, ao papel dos organismos no ecossistema e aos serviços que um sistema fornece para humanos e outros organismos (e.g. produtividade, água, frutos, recursos energéticos) (ROSENFELD, 2002; BELLWOOD, et al., 2019). Estas características tornam a abordagem funcional uma estratégia potencialmente poderosa em ecologia (PETCHEY, et al., 2009).

Uma característica importante dos estudos de diversidade funcional é a obtenção de evidências que indicam implicitamente como as espécies irão compensar a perda umas das outras, caso ocorra alguma modificação ou distúrbio no ambiente (PETCHEY, et al., 2009). Desta forma, a redundância funcional, proposta inicialmente em pesquisas elaboradas por Walker (1992) e Lawton e Brown (1994), foi relatada como sendo encontrada quando espécies diferentes desempenham funções similares no ambiente, garantindo a manutenção das funções no ecossistema após as comunidades passarem por distúrbios (WALKER, 1995).

À princípio, estes estudos foram interpretados partindo do ponto de que espécies que apresentassem funções menos redundantes mereceriam esforços prioritários para conservação (NAEEM, 1998). Porém, este argumento contrário que foi proposto inicialmente por Walker (1992), que defende que a melhor maneira para se obter sucesso em esforços de conservação que visam reduzir o declínio da biodiversidade, é direcionar a atenção inicial nos aspectos da

biodiversidade que são críticos para manter a resiliência dos ecossistemas em questão (WALKER, 1992; NAEEM, 1998). Assim, a redundância funcional tem sido proposta como uma ferramenta que promove a estabilidade das comunidades após passarem por algum distúrbio, pois auxilia na manutenção da integridade de funções do ecossistema minimizando, consequentemente, a perda de serviços ecossistêmicos.

Porém, existem controvérsias acerca da redundância funcional como uma abordagem que auxilia na manutenção dos ecossistemas. Segundo Naeem (1998), nem sempre a redundância funcionará como um fator impulsionador da estabilidade de ecossistemas, pois fatores como o aumento das taxas de extinção global e fragmentação de habitat afetam a diversidade dos grupos funcionais que acaba sendo inegavelmente reduzida, e assim, somente a redundância funcional não seria suficiente para sustentar a manutenção da estabilidade em ecossistemas.

Estudos sobre diversidade funcional para ecossistemas aquáticos são amplos e variam em relação a utilização de grupos bióticos, que vão desde insetos aquáticos à peixes (POFF, et al., 2006; STUART-SMITH, et al., 2013; VORSTE, et al., 2016; WILKINSON, et al., 2018). Em relação à redundância funcional, diversos estudos englobando diferentes grupos biológicos têm sido desenvolvidos em várias regiões do mundo (MOUILLOT, et al., 2014; TEICHERT, et al., 2017; NASH, et al., 2017; LAMOTHE, et al., 2018; ALBRECHT, et al., 2018), incluindo os sistemas aquáticos tropicais (CASATTI, et al., 2015; LEITÃO, et al., 2017; CAMILO, et al., 2018).

Para rios de regiões áridas que apresentam caráter intermitente, alguns estudos que buscam compreender os componentes da diversidade funcional incluindo a redundância vêm sendo desenvolvidos nos últimos anos (BOERSMA, et al., 2014; SCHRIEVER, et al., 2015; VORSTE, et al., 2016; BRUNO, et al., 2016; RODRIGUES-FILHO, et al. 2018; BELMAR, et al., 2018; CRABOT, et al., 2020). A intermitência destes rios se dá devido a irregularidade de precipitação ao longo do ano nestas regiões. No período de estiagem, o leito do rio seca e, em alguns casos, pode formar poças temporárias até o próximo período de cheia (MALTCHIK, 1999; LARNED, et al., 2010). A alternância entre estes períodos hidrológicos atua como um distúrbio para as comunidades aquáticas e terrestres.

Estes rios eram considerados sistemas de baixa diversidade, principalmente devido à sua fase seca, onde estes canais eram vistos como sistemas estagnados (DATRY; LARNED & TOCKNER, 2014). Porém, atualmente, estes rios têm sido considerados mosaicos dinâmicos de habitat terrestres ou aquáticos, que abrigam uma variedade de organismos que respondem às mudanças hidrológicas em função dos períodos de cheia e seca (LARNED, et al., 2010;

ALLEN, et al., 2020). A extensão dos rios intermitentes no mundo é ampla, e a previsão é que a abrangência destes rios aumente, principalmente em regiões onde fatores climáticos e uso excessivo da água são responsáveis pela intensificação de seu período de secagem (LARNED, et al., 2010; DATRY; LARNED & TOCKNER, 2014). Além disso, os rios intermitentes são bastante vulneráveis a degradação por serem pouco compreendidos e geridos de forma inadequada sofrendo com descargas de resíduos industriais, construção de barragens, extração de água para a agricultura e abastecimento humano e introdução de espécies não nativas. As consequências dessas ações prejudicam não somente a estrutura e dinâmica das comunidades bióticas dos rios intermitentes, como também a população humana que se utiliza dos serviços ambientais promovidos por esses sistemas aquáticos (ACUÑA, et al., 2014).

Compreender como as assembleias aquáticas destes sistemas respondem aos distúrbios hidrológicos naturais através da diversidade e redundância funcionais é essencial para a construção de uma base de conhecimento que direcione as políticas de manejo e conservação. Através destas abordagens, pode-se analisar como as assembleias destes rios organizam-se funcionalmente em função dos eventos de perturbação hidrológica, tornando possível esclarecer se a redundância funcional é utilizada como estratégia para a estabilidade desses sistemas diante das drásticas mudanças do fluxo ao longo do ciclo hidrológico sazonal.

Neste sentido, esta dissertação buscou responder a seguinte pergunta: Como a redundância e diversidade funcionais em assembleias de peixes de riachos intermitentes são afetadas pelos distúrbios hidrológicos?. Esta dissertação está organizada em um único capítulo na forma de manuscrito. Este está intitulado: “Functional responses of fish assemblages from intermittent streams to natural hydrological disturbances” e será submetido a um periódico B2+, na área de Biodiversidade, após a defesa final.

2 REFERÊNCIAS

- ACUÑA, V. et al. Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society*, v. 24, n. 4, p. 919-933, 2005.
- ALBRECHT, J. et al. Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. *Nature communications*, v. 9, n. 1, p. 1-10, 2018.
- ALLEN, D. C. et al. River ecosystem conceptual models and non-perennial rivers: A critical review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, v. 7, n. 5, p. e1473, 2020.
- BELLWOOD, D. R. et al. The meaning of the term ‘function’ in ecology: a coral reef perspective. *Functional Ecology*, v. 33, n. 6, p. 948-961, 2019.
- BELMAR, O. et al. Functional responses of aquatic macroinvertebrates to flow regulation are shaped by natural flow intermittence in Mediterranean streams. *Freshwater Biology*, v. 64, n. 5, p. 1064-1077, 2019.
- BOERSMA, K. S. et al. Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology*, v. 59, n. 3, p. 491-501, 2014.
- BRUNO, D. et al. Impacts of environmental filters on functional redundancy in riparian vegetation. *Journal of Applied Ecology*, v. 53, n. 3, p. 846-855, 2016.
- CAMILO, G. S.; TERRA, B. F.; ARAÚJO, F. G. Using the relationship between taxonomic and functional diversity to assess functional redundancy in streams of an altered tropical watershed. *Environmental Biology of Fishes*, v. 101, n. 9, p. 1395-1405, 2018.
- CASATTI, L. et al. More of the same: high functional redundancy in stream fish assemblages from tropical agroecosystems. *Environmental management*, v. 55, n. 6, p. 1300-1314, 2015.
- CEULEMANS, R. et al. The effects of functional diversity on biomass production, variability, and resilience of ecosystem functions in a tritrophic system. *Scientific reports*, v. 9, n. 1, p. 1-16, 2019.
- CRABOT, J. et al. Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography*, v. 43, n. 4, p. 620-635, 2020.
- DATRY, T.; LARNED, S. T. & TOCKNER, K. Intermittent rivers: a challenge for freshwater ecology. *BioScience*, v. 64, n. 3, p. 229-235, 2014.
- DEVICTOR, V. et al. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology letters*, v. 13, n. 8, p. 1030-1040, 2010.
- GERISCH, M. et al. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, v. 121, n. 4, p. 508-515, 2012.

- LAMOTHE, K. A. et al. Functional diversity and redundancy of freshwater fish communities across biogeographic and environmental gradients. *Diversity and Distributions*, v. 24, n. 11, p. 1612-1626, 2018.
- LARNED, S. T. et al. Conceitos emergentes em ecologia de rios temporários. *Freshwater Biology*, v. 55, n. 4, pág. 717-738, 2010.
- LAWTON, J. H.; BROWN, V. K. Redundancy in ecosystems. In: Biodiversity and ecosystem function. *Springer*, Berlin, Heidelberg. p. 255-270, 1994.
- LEITÃO, R. P. et al. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography*, v. 41, n. 1, p. 219-232, 2017.
- MALTCHIK, L. Ecologia de rios intermitentes tropicais. *Perspectivas da limnologia no Brasil*, p. 77-89, 1999.
- MOUILLOT, D. et al. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 111, n. 38, p. 13757-13762, 2014.
- NAEEM, S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation biology*, v. 12, n. 1, p. 39-45, 1998.
- NAEEM, S.; WRIGHT, J. P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology letters*, v. 6, n. 6, p. 567-579, 2003.
- NASH, K. L. et al. Improving understanding of the functional diversity of fisheries by exploring the influence of global catch reconstruction. *Scientific reports*, v. 7, n. 1, p. 1-12, 2017.
- PETCHEY, O. L.; O'GORMAN, E. J.; FLYNN, D. FB. A functional guide to functional diversity measures. In: NAEEM, S.; BUNKER, D.E.; HECTOR, A.; LOREAU, M. & PERRINGS, C. Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing, eds. Oxford University Press, Oxford, p. 49-59, 2009.
- POFF, N. L. et al. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, v. 25, n. 4, p. 730-755, 2006.
- RODRIGUES-FILHO, C. A.; LEITÃO, R. P.; ZUANON, J.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I. & BACCARO, F. B. Historical stability promoted higher functional specialization and originality in Neotropical stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, v. 45, n. 6, p. 1345-1354, 2018.
- ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, v. 98, n. 1, p. 156-162, 2002.
- SCHRIEVER, T. A. et al. Hydrology shapes taxonomic and functional structure of desert stream invertebrate communities. *Freshwater Science*, v. 34, n. 2, p. 399-409, 2015.

STUART-SMITH, R. D. et al. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, v. 501, n. 7468, p. 539-542, 2013.

TEICHERT, N. et al. 2017. Functional redundancy and sensitivity of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems. *Scientific Reports*, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2017.

TILMAN, D. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, v. 3, n. 1, p. 109-120, 2001.

VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

VORSTE, R. V. et al. Invertebrate communities in gravel-bed, braided rivers are highly resilient to flow intermittence. *Freshwater Science*, v. 35, n. 1, p. 164-177, 2016.

WALKER, B. H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, v. 6, n. 1, p. 18-23, 1992.

WALKER, B. H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation biology*, v. 9, n. 4, p. 747-752, 1995.

WILKINSON, C. L. et al. Land-use change is associated with a significant loss of freshwater fish species and functional richness in Sabah, Malaysia. *Biological Conservation*, v. 222, p. 164-171, 2018.

APÊNDICES

APÊNDICE A - ARTIGO

3.1 Functional responses of fish assemblages from intermittent streams to natural hydrological disturbances

Ana Márcia Pinto dos Santos¹ e Bianca de Freitas Terra ^{1,2}

Manuscrito a ser submetido a um periódico B2+.

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Estadual da Paraíba (UEPB). Corresponding author: anamarciasantos16@gmail.com.

²Curso de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Agrárias e Biológicas, Universidade Estadual Vale do Acaraú (UVA).

4 INTRODUÇÃO

Distúrbios naturais estão direta e indiretamente relacionados a montagem das comunidades biológicas, já que estes eventos podem promover tanto a perda quanto o estabelecimento de novas espécies (TOWNSEND, 1989; MOUILLOT, et al., 2013; JELLYMAN; BOOKER & MCINTOSH, 2013; RODRIGUES-FILHO, et al., 2018). Os eventos de distúrbios em ambientes de água doce provocam deslocamento e exclusão de habitat, uso de novos habitats como refúgio, baixa taxa de crescimento devido a diminuição da oferta de alimentos e aumento da taxa de mortalidade para espécies de peixes (WEBER, et al., 2013). Durante os períodos de seca, pressões bióticas (e.g. predação) e abióticas (e.g. temperatura extrema) podem ser intensificadas, resultando em mudança na estrutura das assembleias (FRANSSEN, et al., 2006). As inundações que ocorrem em períodos muito mais curtos de tempo do que a seca, também atuam como um distúrbio para a comunidade local, pois podem alterar o fluxo e a morfologia do canal, modificar a disponibilidade de habitat, eliminar ou deslocar espécies à jusante e remover recursos potenciais (FRANSSEN, et al., 2006).

Como alternativa para avaliar o impacto destes distúrbios nas comunidades biológicas além das medidas tradicionais de diversidade (e.g. taxonômica, abundância dominância), a diversidade funcional têm sido cada vez mais utilizada com esta finalidade, além de servir também como uma boa indicadora de resiliência ecológica e ciclagem de nutrientes (VILLÉGER, MASON & MOUILLOT, 2008). Por essas e outras características a compreensão sobre o funcionamento dos ecossistemas através de medidas de diversidade funcional tem ganhado espaço nos estudos de ecologia nas últimas décadas (VILLÉGER, et al., 2017a; LAMOTHE, et al., 2018; TEICHERT, et al., 2017). A diversidade funcional das comunidades dependerá fortemente de qual mecanismo está agindo para promover a coexistência das espécies, como as condições ambientais que atuam como filtros para selecionar características funcionais, ou as interações bióticas também podem desempenhar um papel importante na estrutura da comunidade (MOUILLOT, et al., 2007; RODRIGUES-FILHO, et al 2017). Deste modo, a diversidade funcional tem sido considerada uma componente chave da biodiversidade, com a finalidade de compreender o modo como as espécies exploram seus recursos com base em seus atributos funcionais (PETCHEY, et al., 2009).

A diversidade funcional pode ser descrita através de índices capazes de refletir diversas informações sobre a estrutura funcional das comunidades que vão desde a amplitude de informações funcionais representadas pela combinação de atributos (Riqueza Funcional), até a

regularidade da distribuição dos atributos em relação às abundâncias de espécies dentro das comunidades (Uniformidade Funcional) (VILLÉGER, MASON & MOUILLOT, 2008; TERESA; RODRIGUES-FILHO & LEITÃO, 2021). Além desses, outros componentes vêm se mostrando eficazes na busca pela compreensão do reflexo dos distúrbios sobre a estrutura funcional das comunidades, pois evidenciam o grau de redundância de papéis funcionais das espécies (Originalidade Funcional) e o quão generalista ou especialista é uma espécie com base na modificação de sua abundância em relação aos atributos funcionais (Especialização Funcional) (MOUILLOT, et al 2013; BUISSON, et al., 2013).

A redundância funcional é caracterizada pela semelhança no desempenho de funções por espécies em comunidades ou ecossistemas (ROSENFELD, et al., 2002). Ela vem sendo abordada como uma medida importante para a manutenção da função dos ecossistemas que sofrem com algum distúrbio, pois esse mecanismo contribui para aumentar a estabilidade e resiliência da biodiversidade e seus processos ecológicos associados (WALKER, 1995; MOUILLOT, et al., 2014). O termo estabilidade está associado tanto a resiliência quanto à resistência das comunidades (WEBSTER, et al., 1975; LEPŠ; OSBORNOVÁ-KOSINOVÁ; REJMÁNEK, 1982). A resiliência neste contexto está associada a capacidade de a comunidade voltar ao estado anterior ao distúrbio ou estresse a qual foi submetida, mantendo seus padrões e taxas de processos característicos (desde ciclagem de nutrientes à interações ecológicas) (WEBSTER, et al., 1975; WALKER, 1992). Já a resistência está relacionada à capacidade das comunidades de evitarem o deslocamento durante os períodos de perturbação em seu ambiente (LEPŠ; OSBORNOVÁ-KOSINOVÁ & REJMÁNEK, 1982).

Diversos estudos relataram uma relação positiva entre o aumento da redundância funcional e a estabilidade (resiliência e resistência) dos ecossistemas e comunidades, que vão desde comunidades de plantas (PILLAR, et al., 2013; KANG, et al., 2015), à comunidades aquáticas (RICE, et al., 2013; BOERSMA, et al 2014; AGUILAR-MEDRANO & CALDERON-AGUILERA, 2016; VORSTE, et al., 2016; TEICHERT, et al., 2017; BIGGS, et al., 2020). O aumento da redundância por incremento de mais espécies que desempenham as mesmas funções promoveria, assim, um seguro contra a perda de função nos ecossistemas. Porém, o modo pelo qual os padrões de redundância funcional respondem aos distúrbios naturais ainda é pouco conhecido, impedindo um entendimento completo da dinâmica pós-distúrbio no nível da comunidade (BRANDL, et.al., 2016).

Os rios intermitentes são caracterizados pela irregularidade temporal de seu regime hidrológico, nos quais o fluxo contínuo de água é perdido após o término do período chuvoso,

podendo formar poças desconectadas ao longo do canal principal ou secar completamente (DATRY; LARNED & TOCKNER, 2014). Estes rios são encontrados em todos os continentes e biomas desde ambientes temperados a ambientes áridos (DATRY; LARNED & TOCKNER, 2014; ALLEN, et al., 2020). A irregularidade em seu fluxo atua como distúrbio natural para as comunidades bióticas, tanto no processo de enchimento do canal quanto no processo de secagem (MEDEIROS & MALTCHIK, 2001). Estudos com abordagens funcionais principalmente com foco na redundância funcional em rios intermitentes ainda são emergentes (SCHRIEVER, et al., 2015; LEIGH, et al., 2016; VORSTE, et al., 2016; RODRIGUES-FILHO, et al., 2018; ROLLS, et al., 2018; BELMAR, et al., 2019; CRABOT, et al., 2020). Alguns estudos associaram a maior redundância funcional das assembleias aos eventos de secagem pois as espécies que persistiam no período de seca, eram aquelas que apresentavam características semelhantes que lhe permitiam resistir a nova configuração de habitat (BOERSMA, et al 2014; VORSTE, et al., 2016; SCHRIEVER, et al., 2015). Assim, é necessária a realização de estudos que investiguem como as comunidades respondem aos distúrbios hidrológicos naturais aos quais são impostas.

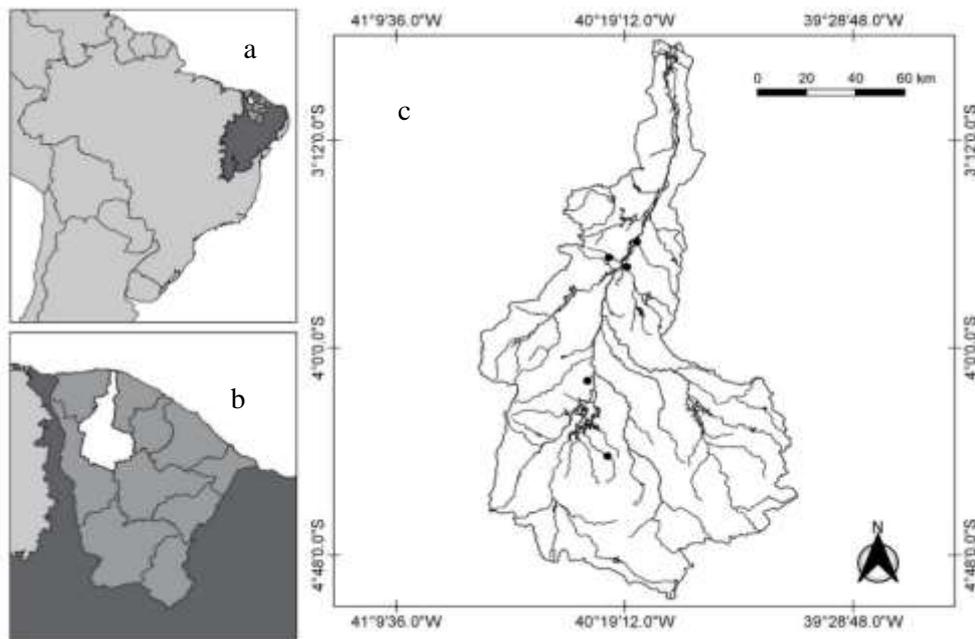
Deste modo, este estudo teve como objetivo avaliar a resposta funcional das assembleias de peixes aos distúrbios hidrológicos naturais em riachos intermitentes. A hipótese do trabalho foi de que a redundância funcional das assembleias de peixes em riachos intermitentes é maior na fase de seca e os demais componentes da diversidade funcional aumentam no período de cheia. Para tal, a previsão é de que a limitação de habitat e recursos favoreça a persistência de espécies redundantes na seca e, conseqüentemente, a perda de espécies menos resistentes ao distúrbio, o que diminuiria a diversidade funcional no mesmo período.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Área de Estudo

Este estudo foi realizado na Bacia do rio Acaraú localizada na região noroeste do estado do Ceará (Figura 1). Esta bacia compreende uma área de drenagem de 14.427km² e 315km de extensão no sentido Sul-Norte (CBH, 2020). A Bacia do rio Acaraú está inserida na Região Ecológica da Caatinga caracterizada por fitofisionomias de bosques abertos e pelo caráter intermitente da maioria de seus rios (SILVA, et al., 2018; LIMA, et al., 2018). Na maior parte da região, o clima predominante é semiárido pois a taxa de precipitação/ evapotranspiração potencial é <0,65, com temperatura média constante ao longo do ano, variando de 25 a 30 ° C (SILVA, et al., 2018). Esta Região possui apenas duas estações distintas, uma estação chuvosa e uma estação seca, com período chuvoso ocorrendo entre janeiro e maio (ANDRADE, et al., 2018) (APÊNDICE A). A precipitação média anual é de 773 mm, com 70% deste total podendo ocorrer em um único mês e 88% se transformando em evapotranspiração real (ANDRADE, et al., 2018).

Figura 1 - Área de estudo com destaque para a Região Ecológica da Caatinga (a), os limites das bacias hidrográficas do Estado do Ceará (b) e a Bacia hidrográfica do rio Acaraú com os respectivos pontos amostrados (c).



Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

5.2 Desenho Amostral

Cinco riachos intermitentes de segunda e terceira ordem com perturbação antrópica mínima foram amostrados na fase de cheia (rio corrente) e seca (leito com poças desconectadas) de 2019 (Tabela 1) (APÊNDICE B). Na fase de cheia, foi considerada uma seção de comprimento igual a 10 vezes a largura média do trecho e este foi dividido em 10 seções para amostragem da ictiofauna e de descritores do habitat (APÊNDICE C – a). Nos mesmos trechos, na fase de seca, as poças remanescentes foram amostradas. Para padronizar o período e eliminar o efeito da secagem das poças, a amostragem foi realizada logo após a formação das mesmas, no início do período de seca. Cada poça foi dividida em 5 transectos (a distância mínima entre os transectos variou com o tamanho das poças) para coleta dos mesmos descritores do habitat mensurados no período de cheia (APÊNDICE C - b).

Tabela 1 - Localização, comprimento do trecho (CT) e número de poças (N) de cinco riachos amostrados na bacia do rio Acaraú, nos períodos de cheia e seca de 2019.

Amostra	Fase	N	CT (m) Cheia	CT (m) Poças	Latitude	Longitude	Altitude (m)
1	Cheia/Seca	9	100	177,1	3°35'22.97"S	40°16'12.15"O	54
2	Cheia/Seca	4	100	202,5	4°25'3.78"S	40°23'0.14"O	194
3	Cheia/Seca	8	100	135,59	3°41'15.16"S	40°18'39.29"O	63
4	Cheia/Seca	6	100	97,47	3°39'3.11"S	40°22'45.18"O	105
5	Cheia/Seca	2	100	57	4°7'37.31"S	40°27'26.34"O	125

Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

5.3 Amostragem da Ictiofauna

Os peixes foram coletados em riachos semelhantes em relação as características ambientais para minimizar o efeito do habitat na estrutura funcional dos trechos dentro das fases analisadas. A seleção dos riachos foi feita a partir da análise de descritores do habitat mensurados em campo dispostos na Tabela 2.

A ictiofauna foi coletada seguindo protocolo padronizado nos períodos de cheia e seca e sob autorização de acesso emitida pelo ICMBio (número 63455-1) e aprovação da Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Universidade Estadual Vale do Acaraú (Protocolo 003.05.018.UVA.205.13). Na fase de cheia, a coleta foi realizada através de arrasto utilizando

uma rede de 3,5 x 2,5 metros e malha de 5 mm entre nós opostos e peneira de 55 cm de diâmetro e malha 1 mm. Em cada uma das 10 seções em que o trecho foi dividido, um arrasto foi realizado de uma margem a outra ao longo da seção. Além disso, também foram realizadas duas peneiradas, uma na margem esquerda e outra na margem direita de cada seção (totalizando 20 peneiradas por trechos). Na fase de seca, os arrastos foram realizados em cada poça com a mesma rede e peneira utilizada na fase de cheia. O número de arrastos realizado foi proporcional ao tamanho das poças variando de 1 a 4 arrastos por poça, e uma peneirada em cada margem da poça. Os trechos selecionados englobaram no mínimo duas e no máximo nove poças. Aquelas consideradas para amostragem apresentaram um diâmetro mínimo de 1 m e profundidade maior que 10 cm. Essa seleção foi feita para que poças muito pequenas e com baixa probabilidade de abrigarem peixes fossem excluídas da amostragem.

Os peixes coletados foram anestesiados em campo, por aproximadamente 15 minutos, com Eugenol (100 mg de óleo de cravo, 10 ml de álcool metílico e 100 ml de água) diluídos em 5L de água do próprio rio e conservados em gelo até serem levados ao laboratório. Posteriormente, os animais foram fixados em formaldeído 10% por 48 horas e em seguida conservados em álcool 70%. Os peixes foram identificados de acordo com literatura especializada (RAMOS, 2012) e com o auxílio de um especialista do Laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Estadual da Paraíba. Após a identificação, o comprimento total (cm) e o peso (0,1g) dos peixes foram mensurados.

Tabela 2 - Variação média sazonal das variáveis ambientais dos riachos intermitentes amostrados

Variáveis	Cheia	Seca
Físico-químicas		
Temperatura (°C)	26,03±1,53	27,01±3,06
Oxigênio dissolvido (mg/l)	6,03±1,42	8,64±2,72
pH	7,59±0,2	7,79±0,62
Condutividade (µs/cm)	500,85±282,36	1400,26±978,27
Meso-habitat (%)		
Rápido	8,33±28,86	3,10±7,12
Remanso	54,54±52,22	96,89±7,12
Dimensões		
Profundidade (cm)	23,62±20,47	13,07±15,40
Largura (m)	6,36±1,77	3,63±1,99

Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

5.4 Diversidade Funcional

Para analisar a resposta funcional das assembleias de peixes foram calculados índices de diversidade funcional. Esses índices foram baseados em atributos funcionais quantitativos calculados a partir de medidas morfológicas externas e internas obtidas dos indivíduos coletados. Para a tomada dessas medidas, foram utilizados de um a 30 indivíduos de cada espécie. No total, 21 espécies foram selecionadas para mensuração das medidas morfológicas, 17 espécies em cada uma das fases hidrológicas (APÊNDICE D). Nove espécies não tiveram suas medidas morfológicas mensuradas devido a indisponibilidade dos indivíduos em laboratório.

Treze medidas morfológicas foram mensuradas com o auxílio de paquímetro (0,1 mm) e através do *software Image Processing and Analysis In Java – ImageJ* (SCHNEIDER, et al., 2012) (Tabela 3; APÊNDICE E). O comprimento dos rastros branquiais foi mensurado no software ImageJ (0,1 mm) para que fosse possível manter uma maior precisão na tomada desta medida. A partir da combinação dessas 13 medidas morfológicas, 14 atributos funcionais quantitativos foram calculados (Tabela 4). Os atributos funcionais quantitativos calculados foram aqueles que refletem o uso do habitat, alimentação e locomoção das espécies. Estes atributos foram selecionados com base em estudos para determinação de diversidade funcional (GATZ, 1979; WEBB, 1984; WATSON & BALON, 1984; SIBBING & NAGELKERKE, 2001; VILLEGGER, et al., 2010; ; OLIVEIRA, et al., 2010; ROA-FUENTES, et al., 2018; SHUAI, et al., 2018). Dos 14 atributos, 10 foram selecionados através de análise da correlação (correlação de Pearson). Os atributos altamente correlacionados ($r > 0,07$) foram excluídos da análise para evitar os efeitos da colinearidade entre eles.

Os índices de diversidade funcional calculados para cada fase foram os de Riqueza (FRic), Uniformidade (FEve), Originalidade (FOri) e Especialização (FSpe). Esses índices foram baseados na posição da espécie em um espaço funcional e suas abundâncias relativas. A FRic representa o volume ocupado por todas as espécies de uma assembleia no espaço funcional definido (VILLÉGER, MASON & MOUILLOT, 2008). A FEve representa a uniformidade na distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional (VILLÉGER, MASON & MOUILLOT, 2008). A FOri está relacionada ao isolamento de uma espécie no espaço funcional ocupado por uma determinada assembleia, deste modo, quanto menor a originalidade maior a redundância funcional (MOUILLOT, et al., 2013). A FSpe representada pela distância euclidiana entre cada espécie e o centróide do espaço funcional diz respeito ao quanto generalista (mais próximas do centro do espaço funcional) ou especialistas as espécies tendem

a se apresentar no espaço funcional (MOUILLOT, et al., 2013). Valores brutos de cada um dos índices foram padronizados entre 0 e 1 (dividindo estes valores pelos seus respectivos valores máximos, dado os valores dos atributos do *pool* total de espécies), para que assim fossem mais facilmente interpretados.

Tabela 3 - Medidas morfológicas mensuradas em 21 espécies de peixes de cinco riachos intermitentes localizados na Bacia do Rio Acaraú.

Código	Medida Morfológica Mensurada	Referência
CP	Comprimento padrão	Villéger et al., 2010
AB	Altura da boca	Villéger et al., 2010
DCOFC	Distância entre o centro do olho e o final da cabeça	Villéger et al., 2010
PCEVO	Profundidade da cabeça ao longo do eixo vertical do olho	Villéger et al., 2010
LC	Largura do corpo	Villéger et al., 2010
DO	Diâmetro do olho	Villéger et al., 2010
AC	Altura do corpo	Villéger et al., 2010
ANP	Altura da nadadeira peitoral	Oliveira et al. 2010
CNP	Comprimento da nadadeira peitoral	Villéger et al., 2010
ANC	Altura da nadadeira caudal	Villéger et al., 2010
APC	Altura do Pedúnculo caudal	Villéger et al., 2010
CRB	Comprimento dos Rastros Branquiais	Adaptado de Sibbing & Nagelkerke, 2001
CI	Comprimento do Intestino	Adaptado de Shuai, et al., 2018

Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

Tabela 4 - Lista dos atributos funcionais quantitativos calculados a partir da combinação das medidas morfológicas mensuradas em 21 espécies de peixes coletadas em cinco riachos da Bacia do rio Acaraú.

Atributo Funcional	Cálculo	Abreviação	Interpretação Ecológica	Categorias	Referência
1. Abertura relativa da boca	AB/AC	ARB	Tamanho dos itens alimentares capturados. Menor proporção indica tendência a alimentar de organismos bentônicos	Alimentação	Adaptado de Villéger et al., 2010
2. Tamanho do Olho	DO/PCEVO	TO	Detecção de presas. Proporção maior indica maior acuidade visual e maior sensibilidade na captura de luz	Alimentação/Usado do habitat	Villéger et al., 2010
3. Posição do Olho	DCOFC/PCEVO	PO	Posição vertical do peixe na coluna d' água em relação à suas presas. Maior proporção indica que o olho está localizado mais próximo da margem dorsal do peixe, e valores mais baixos indicam que os olhos estão localizados lateralmente.	Alimentação/Usado do habitat	Gatz (1979)
4. Superfície transversal do corpo	$\text{Log}\left[\frac{\pi}{4} * LC * AC + 1\right]$ log(peso+1)	STC	Distribuição de massa ao longo do corpo para hidrodinamismo	Locomoção	Villéger et al. (2010)
5. Índice de compressão	AC/LC	IC	Valores altos indicam peixes comprimidos lateralmente	Locomoção	Watson & Balon, 1984
6. Comprimento relativo dos rastros branquiais	CRB/PCEVO	CRBS	Valores mais altos estão relacionados com maior capacidade de filtração e dieta plânctonica	Alimentação	Adaptado de Sibbing, & Nagelkerke (2001)
7. Comprimento relativo do Intestino	CI/CP	COI	Valores mais altos indicam uma dieta herbívora	Alimentação	Adaptado de Shuai F. et al (2018)
8. Proporção da nadadeira peitoral	CNP/LNP	PNP	Valores mais baixos indicam maior potencial de manobrabilidade	Locomoção	Roa-Fuentes et al. (2018)
9. Altura relativa do pedúnculo caudal	APC/AC	ARCP	Valores mais baixos indicam maior potencial de manobrabilidade	Locomoção	Oliveira et al. (2010)

10. Estreitamento do pedúnculo caudal	APC/ANC	EPC	Eficiência de propulsão caudal através da redução do arrasto	Locomoção	Webb (1984)
11. Forma transversal do corpo*	AC/LC	FTC	Hidrodinamismo e posição na coluna d'água	Locomoção	Sibbing & Nagelkerke (2001)
12. Massa corporal*	Log(peso+1)	MC	Metabolismo, resistência e capacidade de natação	Locomoção	Villéger et al., 2010
13. Altura relativa do corpo*	AC/CP	ARC	Inversamente relacionado à velocidade do fluxo e determina a habilidade de realizar movimentos verticais na coluna d'água	Locomoção	Roa-Fuentes et al. 2018
14. Comprimento relativo do pedúnculo caudal*	CPC/CP	CRPC	Capacidade natatória	Locomoção	Oliveira et al. 2010

*Atributos ecomorfológicos excluídos do cálculo dos índices de diversidade funcional por apresentarem correlação de Pearson >0,7

Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

5.5 Análise dos dados

Para o cálculo dos índices de diversidade funcional para cada fase hidrológica e para a obtenção dos espaços funcionais para cada índice, duas matrizes de dados foram criadas, uma matriz de abundância das espécies (cheia e seca) e uma matriz com os atributos funcionais mensurados. A matriz de atributos funcionais foi elaborada com base no valor médio de cada atributo funcional entre os indivíduos de cada espécie. Posteriormente, cada atributo funcional foi padronizado e centralizado (média=0, desvio=1), ou seja, foram subtraídos os valores médios e dividido pelo desvio padrão, para que pudessem ser ordenados no espaço funcional.

Após a padronização dos atributos funcionais, estes foram ordenados em uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) baseada na distância euclidiana entre os pares de espécies, para a construção do espaço funcional. A escolha do número de eixos funcionais para representar adequadamente a dissimilaridade funcional inicial entre pares de espécies foi baseada em Maire et al. (2015). A escolha do número de eixos é de fundamental importância para a construção de um espaço funcional confiável e imparcial para a avaliação da diversidade funcional. Assim, foram mantidos os quatro primeiros eixos da PCoA, pois foi o número mínimo de eixos considerados para a elaboração de um espaço funcional de qualidade, com uma variância acumulada de 76%. O cálculo para a escolha do número de eixos a serem mantidos para a realização da PCoA foi feito através da função *“quality_funct_space.R”* e, a partir deles, os índices de diversidade funcional foram calculados.

A PCoA, os índices de diversidade funcional e gráficos dos espaços funcionais foram calculados através das funções: *“multidimFD”*, *“quality_funct_space.R”* e *“plot_funct_space.R”* elaboradas por Villéger (2017b). Os pacotes utilizados para rodar as funções citadas foram *“ape”* (PARADIS & SCHLIEP, 2019), *“clue”* (HORNIK & BÖHM, 2020), *“cluster”* (MAECHLER, et al., 2012), *“geometry”* (HABEL, et al. 2014) e *“gtools”* (WARNES; BOLKER & LUMLEY, 2020). Os índices de diversidade funcional foram comparados entre as fases (cheia e seca) através de um teste t- Student considerado um nível de significância $p < 0,05$. Uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada para verificar graficamente como as espécies estão ordenadas no espaço multidimensional de acordo com a distribuição de cada atributo funcional mensurado. Para esta análise foi utilizada a mesma matriz de atributos funcionais padronizada utilizada para a realização da PCoA. Esta análise foi realizada através da função *“rda”* disponível no pacote *“vegan”* (OKSANEN, et al., 2020). Todas as análises foram feitas no software R versão 4.0 (R Core Team 2019).

6 RESULTADOS

6.1 Caracterização das assembleias de peixes

Um total de 1412 indivíduos distribuído em 30 espécies, 12 famílias e quatro ordens e com biomassa acumulada de 10.972 g (Tabela 5) foi coletado. As espécies com maior abundância foram *Hemigrammus rodwayi* Durbin, 1909 (n=370), *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (n=270) e *Astyanax fasciatus* (Cuvier 1819) (n=253). Já as espécies *Moenkhausia* cf. *sanctaeofilomenae* (Steindachner, 1907), *Hyphessobrycon piabinhas* Fowler, 1941, *Hyphessobrycon* sp., *Pygocentrus nattereri* (Kner, 1958), *Phenacogaster* sp., *Triportheus signatus* (Garman, 1890) e *Pimelodella* sp. contribuíram com apenas um indivíduo cada.

Na fase de cheia, foram coletados 488 indivíduos distribuídos em 21 espécies. As espécies mais abundantes foram *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus 1758) (n=149), *Serrapinnus heterodon* (Eigenmann 1915) (n=102) e *Phenacogaster calverti* (Fowler, 1941) (n=82). Já *M.* cf. *sanctaeofilomenae*, *H. piabinhas*, *Hyphessobrycon* sp., *T. signatus*, *Pimelodella* sp. e *Crenicichla menezesi* Ploeg, 1991 contribuíram com apenas um indivíduo cada. *Astyanax bimaculatus*, *A. fasciatus* e *S. heterodon* ocorreram em todos os cinco pontos amostrados na fase de cheia. As espécies *Leporinus* sp., *Bryconamericus* sp., *H. piabinhas*, *Hyphessobrycon* sp., *Characidium* sp. e *T. signatus* ocorreram exclusivamente nesta fase. Na fase de seca, um total de 924 indivíduos distribuídos em 22 espécies foi registrado. As espécies que mais contribuíram com indivíduos foram *H. rodwayi* (n=294), *A. fasciatus* (n=104) e *P. reticulata* (n=261). *Phenacogaster* sp., *P. nattereri* e *C. menezesi* contribuíram com apenas um indivíduo cada. As espécies *Serrapinnus* sp., *Hemigrammus jaguaribensis*, *Hemigrammus* sp., *P. nattereri*, *Hypostomus* sp., *Aspidoras spilotus* Nijssen & Isbrücker, 1976, *Poecilia vivipara* Bloch & Schneider, 1801, *Crenicichla brasiliensis* (Bloch, 1792) e *Cichla monoculus* Agassiz, 1831, foram exclusivamente encontradas nesta fase.

Em relação a biomassa, as espécies que mais contribuíram para o período de cheia foram *A. fasciatus* (1.469,47g), *A. bimaculatus* (32,70g) e *S. heterodon* (29,02g), sendo que *A. bimaculatus* e *A. fasciatus* apresentaram uma maior variação de comprimento total de 2,3-7,1 cm, e 1,6-7,5 cm, respectivamente. Na fase de seca, as espécies que mais contribuíram com biomassa foram *H. rodwayi* (8.833,98g), *C. monoculus* (184g), e *P. nattereri* (65g) (Tabela 5).

As espécies *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *A. bimaculatus* apresentaram maior variação de tamanho nesta fase, 1,9-14,2 cm e 2,1-9,1 cm, respectivamente.

Tabela 5 - Classificação taxonômica das espécies coletadas nos períodos de cheia e seca e suas respectivas abundâncias, biomassa e comprimento mínimo e máximo.

Ordem	Família	Espécies	Abundância	Fase de Cheia		Fase de Seca		
				Biomassa (g)	Comp. Mínimo-Máximo (cm)	Abundância	Biomassa (g)	Comp. Mínimo-Máximo (cm)
CHARACIFORMES	Curimatidae	<i>Steindachnerina notonota</i> (Miranda Ribeiro, 1937)	6	2,771	2,5-3,8	17	6,338	2,1-4,4
	Anostomidae	<i>Leporinus</i> sp.	2	0,579	2,9-3,0	-	-	-
	Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)*	5	11,834	2,7-7,6	6	40,064	1,9-14,2
	Characidae	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	39	32,696	2,3-7,1	39	47,689	2,1-9,1
		<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier 1819)	149	1469,4687	1,6-7,5	104	42,447	1,8-5,4
		<i>Moenkhausia cf. sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	1	0,38	3,1	-	-	-
		<i>Bryconamericus</i> sp.	2	1,333	4,4-5,0	-	-	-
		<i>Hyphessobrycon piabinhas</i> Fowler, 1941	1	0,29	2,9	-	-	-
		<i>Hyphessobrycon</i> sp.	1	0,063	1,9	-	-	-
		<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner, 1958)*	-	-	-	1	65	14,0
		<i>Hemigrammus rodwayi</i> Durbin, 1909	26	9,232	1,2-4,7	294	8833,982	1,2-3,9
		<i>Hemigrammus jaguaribensis</i>	-	-	-	5	0,933	1,6-3,2
		<i>Hemigrammus</i> sp.	-	-	-	3	1,324	3,3-3,9
		<i>Compsura heterura</i> (Eigenmann, 1915)	5	0,906	2,0-3,3	31	5,41	2,1-3,0
		<i>Phenacogaster calverti</i> (Fowler, 1941)	82	12,08	1,2-4,0	6	1,061	2,4-3,9
		<i>Phenacogaster</i> sp.	-	-	-	1	0,06	2,0
	<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann 1915)	102	29,023	1,4-4,5	66	13,301	1,7-4,1	
	<i>Serrapinnus piaba</i> (Lütken, 1875)	25	6,88	1,3-3,5	50	3,699	1,5-3,8	
	<i>Serrapinnus</i> sp.	-	-	-	2	0,231	2,3-2,5	
	Crenuchidae	<i>Characidium</i> sp.	15	5,743	2,1-4,2	-	-	-
Triporthidae	<i>Triporthus signatus</i> (Garman, 1890)	1	0,708	4,3	-	-	-	
SILURIFORMES	Loricariidae	<i>Hypostomus</i> sp.	9	0,82	1,4-3,4	2	0,819	3,6
	Heptapteridae	<i>Pimelodella</i> sp.	1	0,297	3,9	-	-	-
CYPRINODONTIFORMES	Callichthyidae	<i>Aspidoras spilotus</i> Nijssen & Isbrücker, 1976	-	-	-	2	0,319	2,6-2,7
	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859*	9	1,029	1,2-2,8	261	63,79	1,2-4,9

Tabela 5. Continuação

CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider, 1801	-	-	-	7	1,869	1,5-3,7
		<i>Cichla monoculus</i> Agassiz, 1831*	-	-	-	3	184	14,4-19,4
		<i>Cichlasoma orientale</i> Kullander, 1983	6	26,717	4,5-7,6	18	44,961	1,2-8,4
		<i>Crenicichla brasiliensis</i> (Bloch, 1792)	-	-	-	5	2,193	1,5-4,8
		<i>Crenicichla menezesi</i> Ploeg, 1991	1	0,264	3,2	1	0,864	4,7
		Total	488	1612,0847	-	924	9360,354	-

*Espécies não nativas

Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

6.2 Diversidade Funcional

Quando calculados por períodos hidrológicos, apenas o índice de FRic foi maior no período de seca, FEve, FSpe e FOri apresentaram maior valor no período de cheia (Tabela 6 e Figura 2). Quando realizado o teste t-Student através da média das amostras entre os períodos, apenas FOri mostrou diferença significativa entre os períodos sendo maior no período de seca (Tabela 7 e Figura 3).

Tabela 6 - Resultado dos índices de diversidade funcional obtidos por período hidrológico de cheia e seca

Período	FRic	FEve	FSpe	FOri
Cheia	0,296	0,549	0,220	0,206
Seca	0,572	0,244	0,197	0,163

Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

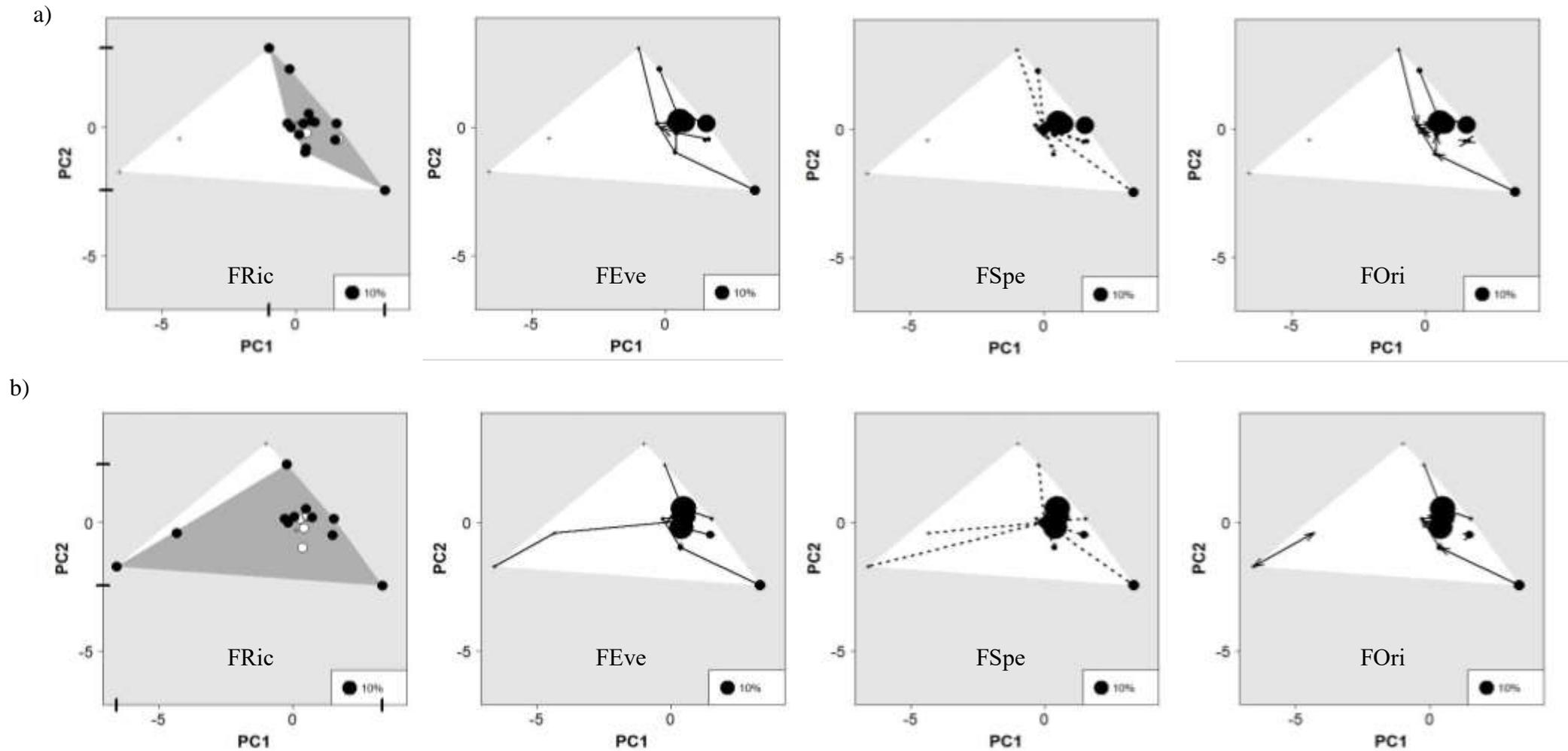
Tabela 7 - Média e desvio padrão dos índices de diversidade funcional nos períodos de cheia e seca

FRic		FEve		FSpe		FOri	
Cheia	Seca	Cheia	Seca	Cheia	Seca	Cheia	Seca
0,123±0,097	0,172±0,230	0,510±0,137	0,434±0,160	0,312±0,070	0,333±0,087	0,200±0,060	0,335±0,018

NOTA: Os espaços funcionais calculados para cada amostra encontram-se dispostos no APÊNDICE – F.

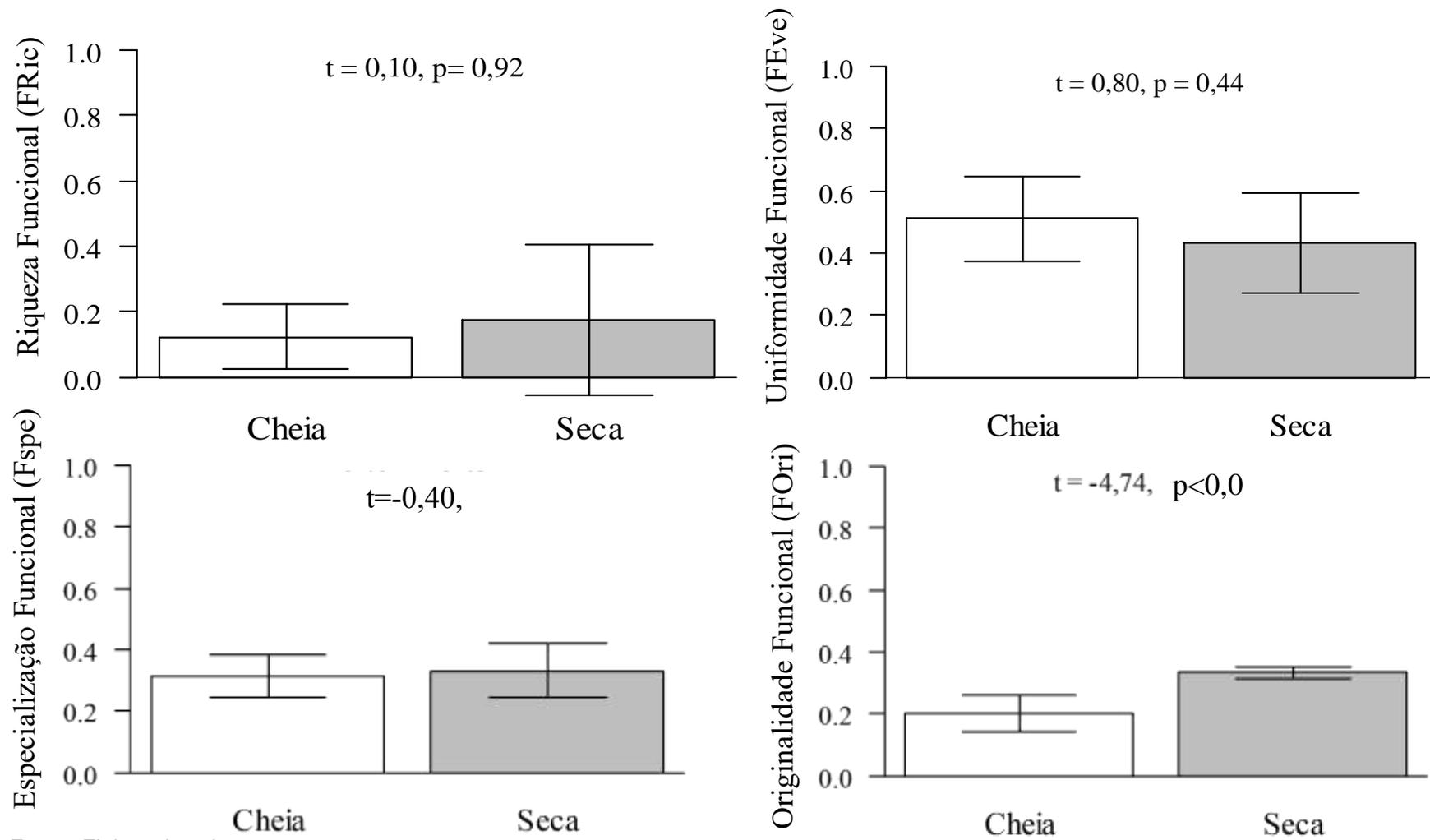
Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

Figura 2 - Espaços funcionais elaborados a partir dos dois primeiros eixos da PCoA, para os índices de FRic, FEve, FOrí e FSpe nas fases de cheia (a) e seca (b). Polígonos em cinza representam o espaço funcional preenchido pelas espécies encontrada em cada fase (cheia ou seca). O símbolo “+” representa as espécies ausentes. Polígonos em branco representam o *pool* total de de espécies coletadas neste estudo e os círculos preto representam as espécies e seus pesos relativos (porcentagem no canto inferior direito).



Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

Figura 3 - Valores médios dos índices de diversidade funcional nos períodos de cheia e seca com o valor do teste t-Student situado na parte superior dos gráficos.



Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

A análise de PCA aplicada sobre a matriz de atributos funcionais na fase de cheia apresentou uma variância acumulada nos dois primeiros eixos de 43% (eixo 1 = 23% e eixo 2 = 20%). De acordo com esta análise, o eixo 1 e 2 separou as espécies em relação a maiores valores de abertura relativa da boca (ARB), tamanho do olho (TO), comprimento relativo dos rastros branquiais (CRBS) e índice de compressão (IC) (Tabela 8 e Figura 4).

Para a fase de seca, os eixos 1 e 2 da PCA explicaram uma variância acumulada de 63% (eixo 1 = 47% e eixo 2 = 16%) (Figura 5). O eixo 1 separou as espécies em relação a maiores valores de abertura relativa da boca (ARB), tamanho do olho (TO), posição do olho (PO), superfície transversal do corpo (STC), altura relativa do pedúnculo caudal (ARPC) e estreitamento do pedúnculo caudal (EPC) (Tabela 8).

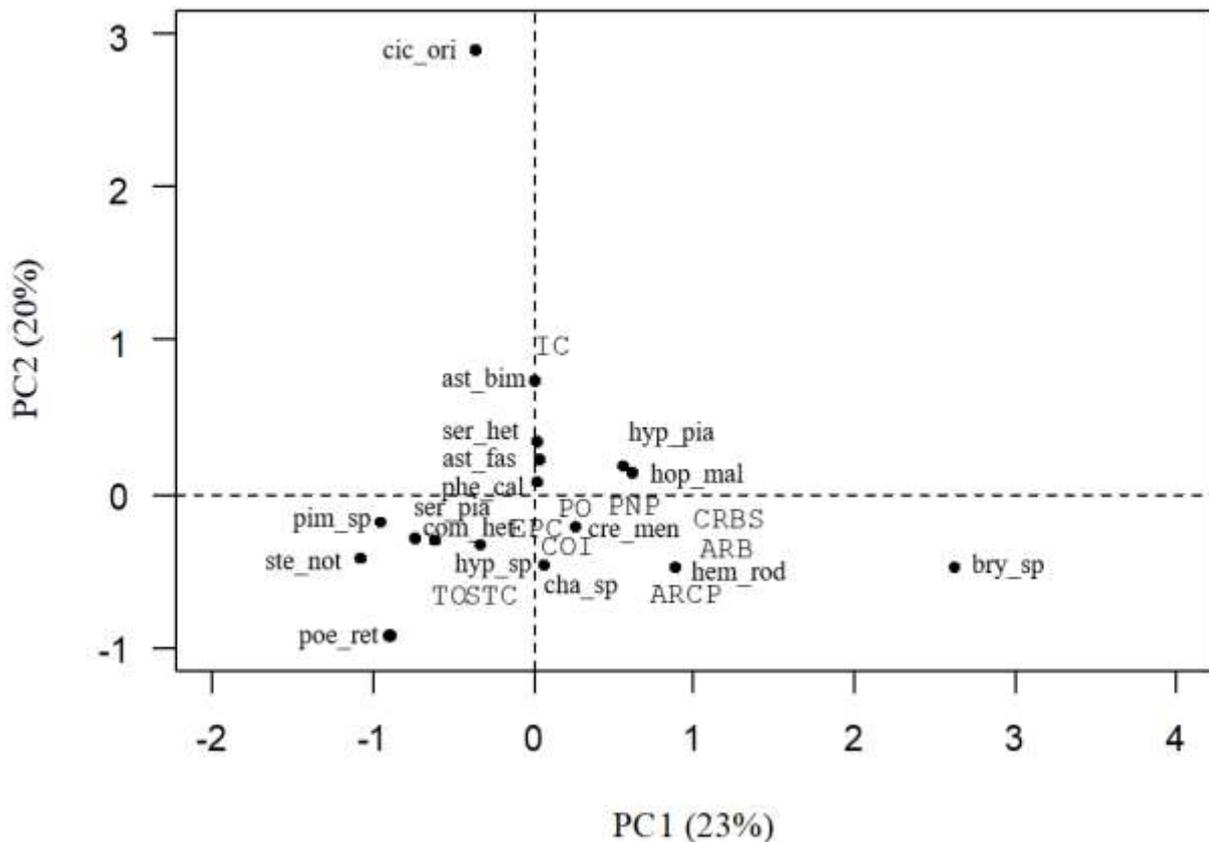
Tabela 8 - Correlação entre cada atributo funcional ecomorfológico com os dois eixos da PCA para as fases de cheia e seca.

Atributos	Cheia		Seca	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Abertura relativa da boca (ARB)	0,89766	-0,34945	-0,96017	-0,27358
Tamanho do olho (TO)	-0,767547	-0,65557	1,00507	-0,34631
Posição do olho (PO)	0,003366	-0,08287	-0,70835	-0,01161
Superfície transversal do corpo (STC)	-0,570823	-0,66345	0,96156	-0,47251
Índice de compressão (IC)	-0,129671	0,9666	0,6365	-0,71058
Comprimento relativo dos rastros branquiais (CRBS)	0,855369	-0,15533	0,68802	-0,21582
Comprimento relativo do intestino (COI)	-0,090403	-0,33441	-0,08713	0,10765
Proporção da nadadeira peitoral (PNP)	0,320383	-0,06474	0,22733	0,77335
Altura relativa do pedúnculo caudal (ARPC)	0,591028	-0,64503	-0,95515	-0,51548
Estreitamento do pedúnculo caudal (EPC)	-0,290182	-0,21374	-0,91708	-0,51631

*Em negrito correlações >0,7

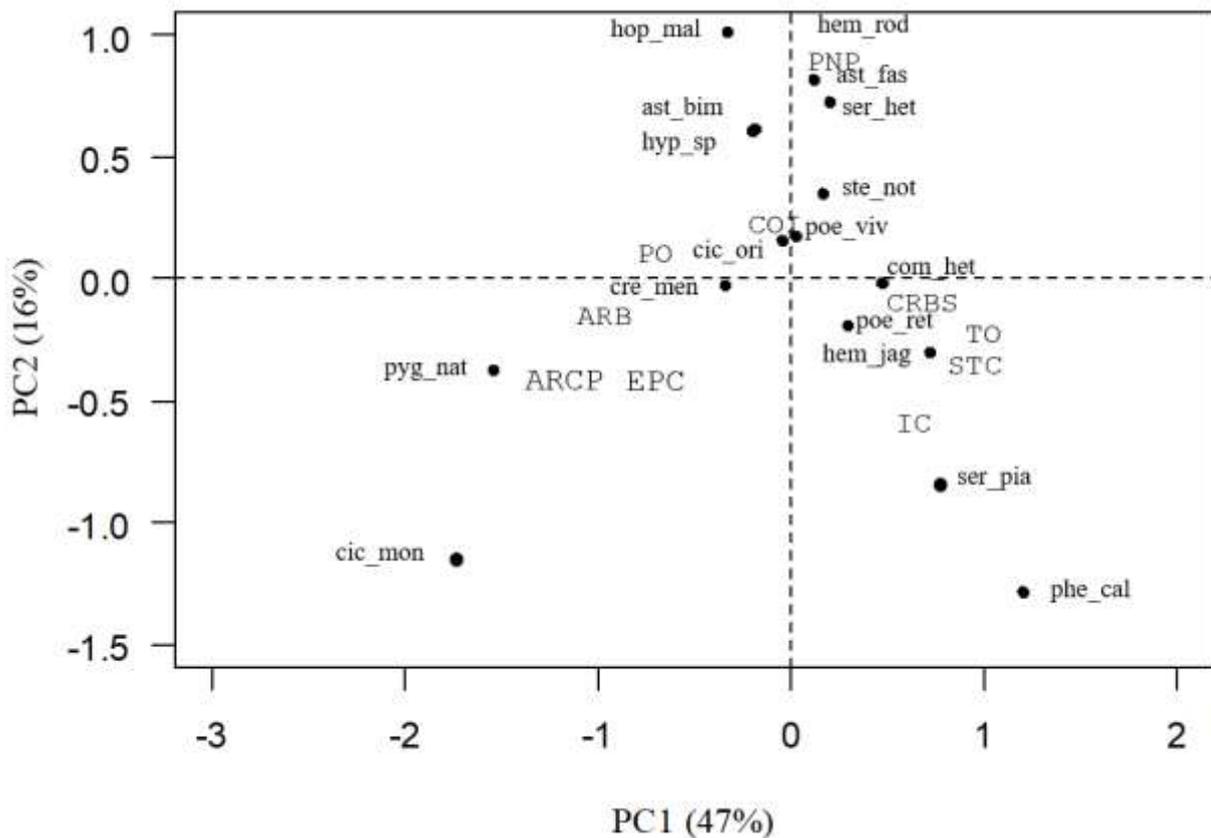
Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

Figura 4 - Ordenação resultante da Análise de Componentes Principais (PCA) na fase de cheia com os dois primeiros eixos representados com a distribuição dos atributos funcionais e das espécies no espaço funcional. Espécies: ast_bim: *Astyanax bimaculatus*, ast_fas: *Astyanax fasciatus*, hem_rod: *Hemigrammus rodwayi*, ser_het: *Serrapinnus heterodon*, ser_pia: *Serrapinnus piaba*, phe_cal: *Phenacogaster calverti*, cha_sp: *Characidium sp.*, hop_mal: *Hoplias malabaricus*, cic_ori: *Cichlasoma orientale*, poe_ret: *Poecilia reticulata*, cre_men: *Crenicichla menezesi*, com_het: *Compsura heterura*, hyp_pia: *Hyphessobrycon piabinhas*, hyp_sp: *Hypostomus sp.*, ste_not: *Steindachnerina notonota*, bry_sp: *Bryconamericus sp.*, pim_sp: *Pimelodella sp.* Códigos dos atributos funcionais na tabela 4.



Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

Figura 5 - Ordenação resultante da Análise de Componentes Principais (PCA) na fase de seca com os dois primeiros eixos representados com a distribuição dos atributos funcionais e das espécies no espaço funcional. Espécies: ast_bim: *Astyanax bimaculatus*, ast_fas: *Astyanax fasciatus*, hem_rod: *Hemigrammus rodwayi*, ser_het: *Serrapinnus heterodon*, ser_pia: *Serrapinnus piaba*, phe_cal: *Phenacogaster calverti*, hop_mal: *Hoplias malabaricus*, cic_ori: *Cichlasoma orientale*, poe_viv: *Poecilia vivipara*, poe_ret: *Poecilia reticulata*, cre_men: *Crenicichla menezesi*, com_het: *Compsura heterura*, hyp_sp: *Hypostomus sp*, ste_not: *Steindachnerina notonota*, cic_mon: *Cichla monoculus*, pyg_nat: *Pygocentrus nattereri*, hem_jag: *Hemigrammus jaguaribensis*. Códigos dos atributos funcionais na tabela 4.



Fonte: Elaborada pelo autor, 2020.

7 DISCUSSÃO

A maior originalidade funcional (menor redundância) nas assembleias de peixes de riachos intermitentes no período de seca contradiz a hipótese inicial deste estudo, já que o distúrbio de cheia proporcionou as assembleias de peixes um maior compartilhamento de atributos durante este período e conseqüentemente uma maior redundância funcional. A alta redundância funcional vem sendo associada à vários tipos de distúrbios, pois esses são capazes de selecionar espécies com respostas direcionadas à nova configuração do habitat (durante e pós distúrbio) e excluem espécies sensíveis (MOUILLOT; DUMAY; TOMASINI, 2007; LIU. & WANG, 2018). Os distúrbios que promovem a redundância funcional têm sido reportados como aqueles tanto naturais (e.g. distúrbios hidrológicos, mudanças climáticas, erupção vulcânica) (BOERSMA, et al 2014; AH-PENG, et al., 2014; SCHRIEVER, et al., 2015; VORSTE, et al., 2016; MCLEAN, et al., 2019;) como os de origem antrópica (e.g. aquicultura, agricultura, poluição) (DOLBETH, et al., 2016; CARVAJAL-HERNÁNDEZ, et al., 2018) em diferentes comunidades e escalas.

Para rios intermitentes, alguns estudos já têm relatado o aumento da redundância funcional relacionada aos eventos de secagem (BOERSMA, et al 2014; SCHRIEVER, et al., 2015; VORSTE, et al., 2016). Em contrapartida, a baixa redundância funcional nesses sistemas poderia gerar consequências graves para alguns processos chave nos ecossistemas (e.g. forrageamento e ciclagem de nutrientes) (GOUNAND, et al 2017; CRABOT, et al., 2020). Os peixes por exemplo, apresentam diversas estratégias tróficas (VILLÉGER, et al., 2017a) que podem auxiliar na manutenção do ecossistema e, caso ocorra algum distúrbio, a redundância funcional nesse caso pode auxiliar na manutenção da distribuição de energia e matéria para os próximos níveis tróficos. Em uma escala histórica, Rodrigues-Filho et al. (2018) reportaram uma maior redundância funcional em assembleias de peixes em riachos da Caatinga, quando comparados aos riachos da Amazônia. Os autores alegam que isso se deu devido à sua maior instabilidade ao longo do tempo, promovida pela secagem periódica dos rios. No entanto, esses autores coletaram peixes em riachos localizados nos brejos de altitude e em fase de cheia. Nosso estudo mostra que quando comparada a originalidade funcional da assembleia de peixes entre as fases cheia e seca nos riachos intermitentes, a redundância é ainda maior na fase de cheia.

Inicialmente, esperava-se que o padrão citado acima fosse encontrado neste estudo, que a fase de seca seria um distúrbio mais impactante para espécies estritamente aquáticas como peixes, e que devido a esta filtragem ambiental o compartilhamento de funções pelas espécies

seria esperado, como já foi relatado em alguns estudos (MOUILLOT; DUMAY; TOMASINI; 2007; VORSTE, et al., 2016, LIU & WANG, 2018; ROGOSCH, et al., 2019). Porém, a menor redundância das assembleias de peixes na seca encontrada aqui pode estar associada a menor disponibilidade de habitat, o que torna os recursos disponíveis limitados aumentando assim os efeitos de interações como competição. Desta forma, as espécies que coexistiram nesta fase foram aquelas que eram mais funcionalmente diferentes entre si na forma de utilização de habitat e aquisição de recurso, portanto são complementares e não redundantes (MOUILLOT; DUMAY; TOMASINI, 2007). Assim pode-se inferir que relações bióticas também têm grande peso no processo de estruturação de poças de riachos intermitentes.

O estudo das relações funcionais entre espécies coexistentes pode ajudar a separar essas regras de montagem (filtragem ambiental e interações bióticas), já que alguns estudos realizados em assembleias de peixes testaram e constataram o inverso do resultado encontrado neste estudo mostrando que a filtragem ambiental têm mais influência do que as interações bióticas sobre a estrutura funcional das assembleias de peixes, mesmo localmente (MOUILLOT; DUMAY; TOMASINI, 2007; MOUCHET, et al., 2013; RODRIGUES-FILHO, et al., 2017).

O padrão encontrado corrobora com o resultado das PCA para cada período hidrológico. Na seca, pôde-se notar que as espécies apresentaram-se mais distantes entre si, com atributos funcionais marcando os grupos de carnívoros (*C. orientale*, *H. malabaricus* e *C. menezesi*) e piscívoros (*C. monoculus* e *P. nattereri*) além de detritívoros (*Hypostomus* sp.) e onívoros (*A. bimaculatus*). Este grupo foi marcado por atributos que indicam menor capacidade de manobrabilidade, capacidade de captura de presas maiores, aquisição de alimentos próxima à superfície ou que vivem em substratos (VILLÉGER, et al. 2017a). Neste grupo a maior parte das espécies foi caracterizada por hábito bentopelágico e bentônico, com exceção de *P. nattereri* e *A. bimaculatus* que apresentam hábito pelágico.

As espécies associadas à este grupo foram funcionalmente caracterizadas por atributos com maiores valores de posição do olho (PO), abertura relativa da boca (ARB), altura relativa do pedúnculo caudal (ARCP) e estreitamento do pedúnculo caudal (EPC). Este agrupamento explica a presença de *H. malabaricus* nesta categoria, já que maior valor de PO está associado a localização do olho mais dorsalmente, o que lhe permite desempenhar sua função de predador de emboscada (GATZ, 1979; WINEMILLER, 1989) e alimentação mais próxima a coluna d'água como *A. bimaculatus* e *P. nattereri*. A maior abertura relativa da boca (ARB) também está associada a capacidade destas espécies de capturarem presas maiores, visto que

sua dieta baseia-se em itens de origem animal (GATZ, 1979; WINEMILLER, 1991). O pedúnculo caudal estreito (EPC) é uma adaptação típica de peixes piscívoros que têm que nadar por extensos períodos e usar rápidas investidas para capturar suas presas (WEBB, 1986).

O outro grupo evidenciado pela PCA na fase de seca foi marcado por espécies com pequenos tamanhos, maior acuidade visual que aumenta suas chances na detecção de alimento, maior superfície transversal do corpo, rastros branquiais maiores, corpos comprimidos lateralmente e maior velocidade natatória (WATSON & BALON, 1984; VILLÉGER, et al., 2017a). Nestas categorias foram agrupadas espécies que possuem dieta onívora (*A. fasciatus*, *S. heterodon*, *S. piaba* e *C. heterura*), detritívora (*P. reticulata* e *P. vivípara*), insetívora (*P. calverti*, *H. rodwayi* e *H. jaguaribensis*). Os corpos lateralmente comprimidos (IC) destas espécies indicam maior manobrabilidade natatória que está associada ao hábito pelágico das espécies encontradas neste grupo, exceto *H. rodwayi* e *S. notonota* que apresentam hábito bentopelágico (WATSON & BALON, 1984; WEBB et al., 1986). Os rastros branquiais mais longos (CRBS) indicam a maior capacidade de filtração de alimentos menores por estas espécies (SIBBING & NAGELKERKE, 2001). O maior tamanho do olho (TO) atribuído a estas espécies aumentam sua capacidade visual e sua sensibilidade na captura de luz, visto que a maior parte das espécies encontradas neste grupo são encontradas em regiões pelágicas e necessitam desta acuidade para busca de alimento (BELLWOOD, et al 2014). A maior proporção da nadadeira peitoral (PNP) está associada aos peixes que preferem regiões pelágicas e possuem nadadeiras peitorais mais longas e estreitas, características de nadadores contínuos de alta velocidade (OLIVEIRA, et al., 2010).

O processo de secagem dos rios intermitentes é contínuo e dinâmico, passando por fases marcadas como enchimento do canal, formação de poças (que neste estudo chamamos de seca) e a fase de secagem completa do canal (ALLEN, et al., 2020). Assim, os resultados encontrados neste estudo podem ser reflexo de uma fotografia no tempo, já que na fase de seca os peixes foram amostrados apenas no início da formação das poças. Assim, fatores como a escala e o tempo em que o estudo foi realizado devem ser levados em consideração para avaliação dos resultados. Como consequência destes fatores, espécies que aparentemente são funcionalmente redundantes em pequenas escalas temporais e espaciais podem ser diferenciadas funcionalmente quando o ambiente muda em um espaço e tempo maior (ROSENFELD, 2002; LOREAU, 2004). Deste modo, a realização de estudos que englobem a análise dos componentes da diversidade funcional ao longo de todo o do processo de secagem das poças

poderiam confirmar se a baixa redundância funcional se mantém ou ele vai se transformando conforme as poças vão secando.

Outro fator importante a ser observado foi a técnica de coleta utilizada neste estudo, o arrasto. Ela pode ter subestimando a diversidade funcional da comunidade por não ser tão eficiente, principalmente no período de cheia, onde as espécies podem escapar da técnica de arrasto. Ao contrário disto, no período de seca os indivíduos ficam confinados nas poças e acabam apresentando uma maior abundância, o que pode afetar os índices de diversidade funcional que são dependentes da abundância como FEve, FORi e FSPE (VILLÉGER, MASON & MOUILLOT, 2008; MOUILLOT, et al., 2013). Alguns estudos já mostraram que a eficiência da técnica de amostragem da ictiofauna podem influenciar diretamente a abundância e riqueza de espécies amostradas (SILVA & SANDOVAL, 2011; ALLARD, et al., 2014;). Silva & Sandoval (2011), por exemplo, demonstraram em seu estudo sobre a eficiência de amostragem que entre a rede de cerco e a pesca elétrica, a rede de cerco por si só ofereceu uma perspectiva incompleta sobre a assembleia de peixes e pode não ser adequada para bioavaliação além de falhar na captura de espécies bentônicas e de natação rápida. Em rios intermitentes, técnicas de pesca como rede de cerco curta são consideradas eficientes quando o foco é a variação na riqueza e composição da assembleia e as espécies raras não são priorizadas (SILVA, et al. 2010). Embora neste estudo não tenhamos mensurado a influência de espécies raras nos componentes da diversidade funcional, alguns estudos revelam que estas espécies têm desempenhado uma grande influência nas comunidades (FROST, et al., 1995; LEITÃO, et al., 2016).

Além dos contrapontos citados acima, algumas limitações devem ser consideradas neste estudo. Por exemplo, a seleção de atributos funcionais para o cálculo dos índices de diversidade funcional foi baseada apenas em características morfológicas. Mesmo que características morfológicas sejam viáveis para inferir o tipo de dieta ou o modo de aquisição de alimento pelas assembleias de peixes informações sobre a composição alimentar, observações de comportamento, mensuração de produtividade, características ecofisiológicas, podem fornecer informações mais sólidas em conjunto com medidas morfológicas (VILLÉGER, et al., 2017a). A composição da dieta por exemplo tem se mostrado boa preditora do desempenho ecológico das espécies, mostrando aspectos de escala fina da seleção de habitat, resposta fisiológica às condições ambientais e mudanças de comportamento (SILVA, et al., 2019). Além disto, algumas espécies de peixes tropicais são morfologicamente semelhantes, mas diferem em sua fisiologia, ecologia e distribuições espaciais (VITULE, et al., 2017). Lacunas com base nestas

informações nos impedem de chegar a conclusões mais amplas sobre a vulnerabilidade do funcionamento do ecossistema (por exemplo, ciclos biogeoquímicos em riachos) e devem ser consideradas em abordagens baseadas em funções (LEITÃO, et al., 2016).

Assim, os resultados obtidos com este estudo fornecem uma compreensão inicial de como as assembleias de rios intermitentes respondem funcionalmente aos distúrbios de cheia e seca, com uma maior redundância no período de cheia e os demais componentes da diversidade funcional não apresentaram diferença significativa entre os períodos. Porém, ressalta-se a necessidade de mais estudos sobre a diversidade funcional em rios intermitentes em maior escala temporal e espacial para a obtenção de respostas mais completas e robustas sobre a estrutura funcional das comunidades

. REFERÊNCIAS

AGUILAR-MEDRANO, R. & CALDERON-AGUILERA, L. E.. Redundancy and diversity of reef functional fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine Ecology*, v. 37, n. 1, p. 119-133, 2016.

AH-PENG, C. et al. Functional diversity of subalpine bryophyte communities in an oceanic island (La Réunion). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, v. 46, n. 4, p. 841-851, 2014.

ALLARD, L. et al. Electrofishing efficiency in low conductivity neotropical streams: towards a non - destructive fish sampling method. *Fisheries Management and Ecology*, v. 21, n. 3, p. 234-243, 2014.

ANDRADE, E. M.; AQUINO, D. N.; CHAVES, L. C. G.; LOPES, F. B. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. *Springer*. 281-302p. 2018.

ALLEN, D. C. et al. River ecosystem conceptual models and non-perennial rivers: A critical review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, v. 7, n. 5, p. e1473, 2020.

BELLWOOD, D. R. et al. Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 281, n. 1781, p. 20133046, 2014.

BELMAR, O. et al. Functional responses of aquatic macroinvertebrates to flow regulation are shaped by natural flow intermittence in Mediterranean streams. *Freshwater Biology*, v. 64, n. 5, p. 1064-1077, 2019.

BIGGS, C. R. et al. Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, v. 11, n. 7, p. e03184, 2020.

BRANDL, S.J; EMSLIE, M. J.; CECCARELLI, D. M., & T. RICHARDS, Z. Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. *Ecosphere*, v. 7, n. 11, p. e01557, 2016.

BOERSMA, K. S. et al. Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology*, v. 59, n. 3, p. 491-501, 2014.

BUISSON, L.; GRENOUILLET, G.; VILLÉGER, S. & LAFFAILLE, J. C. P. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global change biology*, v. 19, n. 2. p. 387-400. 2013.

CARVAJAL-HERNÁNDEZ, C. I. et al. Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. *Plant Ecology & Diversity*, v. 11, n. 3, p. 335-347, 2018.

CBH - Comitês de bacias hidrográficas. Disponível em: <http://www.cbh.gov.br>. Acesso em 02/01/2020.

CRABOT, J. et al. Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography*, v. 43, n. 4, p. 620-635, 2020.

DATRY, T.; LARNED, S. T. & TOCKNER, K. Intermittent rivers: a challenge for freshwater ecology. *BioScience*, v. 64, n. 3, p. 229-235, 2014.

DOLBETH, M. et al. Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. *Marine Pollution Bulletin*, v. 112, n. 1-2, p. 244-254, 2016.

FRANSSEN, N. R. et al. Effects of floods on fish assemblages in an intermittent prairie stream. *Freshwater Biology*, v. 51, n. 11, p. 2072-2086, 2006.

FROST, T. M. et al. Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Linking species & ecosystems. *Springer, Boston, MA*, 1995. p. 224-239.

GATZ JR, A. J. Organização da comunidade em peixes indicada por características morfológicas. *Ecologia*, v. 60, n. 4, pág. 711-718, 1979.

GOUNAND, I. et al. Meta-ecosystems 2.0: rooting the theory into the field. *Trends in ecology & evolution*, v. 33, n. 1, p. 36-46, 2017.

HABEL, K., et al. BARBER, C. B. et al. Package ‘geometry’. 2014.

HORNIK, K., BÖHM, W. Package “clue”, 2020.

JELLYMAN, P. G.; BOOKER, D. J. & MCINTOSH, A. R. Quantifying the direct and indirect effects of flow-related disturbance on stream fish assemblages. *Freshwater Biology*, v. 58, n. 12, p. 2614-2631, 2013.

KANG, S. et al. Functional redundancy instead of species redundancy determines community stability in a typical steppe of Inner Mongolia. *PloS one*, v. 10, n. 12, p. e0145605, 2015.

LAMOTHE, K. A. et al. Functional diversity and redundancy of freshwater fish communities across biogeographic and environmental gradients. *Diversity and Distributions*, v. 24, n. 11, p. 1612-1626, 2018.

LEIGH, C. et al. Invertebrate assemblage responses and the dual roles of resistance and resilience to drying in intermittent rivers. *Aquatic Sciences*, v. 78, n. 2, p. 291-301, 2016.

LEITÃO, R. P. et al. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 283, n. 1828, p. 20160084, 2016.

LEITÃO, R. P. et al. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography*, v. 41, n. 1, p. 219-232, 2017.

- LEPŠ, J.; OSBORNOVÁ-KOSINOVÁ, J.; REJMÁNEK, M. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio*, v. 50, n. 1, p. 53-63, 1982.
- LIMA, S. M. Q.; RAMOS, T. P. A.; SILVA, M. J.; ROSA, R. S. Diversity, Distribution, and Conservation of the Caatinga Fishes: Advances and Challenges. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. *Springer*. 97-131p. 2018.
- LIU, X. & WANG, H. Effects of loss of lateral hydrological connectivity on fish functional diversity. *Conservation biology*, v. 32, n. 6, p. 1336-1345, 2018.
- LOREAU, M. Does functional redundancy exist?. *Oikos*, v. 104, n. 3, p. 606-611, 2004.
- MAECHLER, M. et al. Cluster: cluster analysis basics and extensions. *R package version*, v. 1, n. 2, p. 56, 2012.
- MAIRE, E.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. & VILLÉGER, S. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, v. 24, n. 6, p. 728-740, 2015.
- MCLEAN, M. et al. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Global change biology*, v. 25, n. 10, p. 3424-3437, 2019.
- MEDEIROS, E. S. F. & MALTCHIK, L. Fish assemblage stability in an intermittently K flowing stream from the Brazilian semiarid region. *Austral Ecology*, v. 26, n. 2, p. 156-164, 2001.
- MEDEIROS, E. S. F. et al. Effects of fishing technique on assessing species composition in aquatic systems in semi-arid Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 70, p. 255-262, 2010.
- MOUCHET, M. A. et al. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos*, v. 122, n. 2, p. 247-257, 2013.
- MOUILLOT, D.; DUMAY, O.; TOMASINI, J. A. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 71, n. 3-4, p. 443-456, 2007.
- MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. & BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, v. 28, n. 3, p. 167-177, 2013.
- MOUILLOT, D. et al. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 111, n. 38, p. 13757-13762, 2014.
- OKSANEN, J. et al. Package "vegan". 2020.

OLIVEIRA, E. F. et al. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, v. 8, n. 3, p. 569-586, 2010.

PARADIS, E.; SCHLIEP, K. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, v. 35, n. 3, p. 526-528, 2019.

PETCHEY, O. L.; O’GORMAN, E. J.; FLYNN, D. FB. A functional guide to functional diversity measures. In: NAEEM, S.; BUNKER, D.E.; HECTOR, A.; LOREAU, M. & PERRINGS, C. Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing, eds. Oxford University Press, Oxford, p. 49-59, 2009.

PILLAR, V. D. et al. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, v. 24, n. 5, p. 963-974, 2013.

R Development Core Team (2009).

RAMOS, T. P. A. Manual identificação dos Peixes de Água Doce da Bacia do Rio Parnaíba. 2012.

RICE, J. et al. Does functional redundancy stabilize fish communities? *ICES Journal of Marine Science*, v. 70, n. 4, p. 734-742, 2013.

ROA-FUENTES, C.A. HEINO, J. CIANCIARUSO, M.V. FERRAZ, S. ZENI, J.O. CASATTI, L. Taxonomic, functional, and phylogenetic β -diversity patterns of stream fish assemblages in tropical agroecosystems. *Freshwater Biology*, v. 64, n. 3, pág. 447-460, 2019.

RODRIGUES-FILHO, C. A. S. et al. What governs the functional diversity patterns of fishes in the headwater streams of the humid forest enclaves: environmental conditions, taxonomic diversity or biotic interactions?. *Environmental Biology of Fishes*, v. 100, n. 9, p. 1023-1032, 2017.

RODRIGUES-FILHO, C. A.; LEITÃO, R. P.; ZUANON, J.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I. & BACCARO, F. B. Historical stability promoted higher functional specialization and originality in Neotropical stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, v. 45, n. 6, p. 1345-1354, 2018.

ROGOSCH, J. S. et al. Increasing drought favors nonnative fishes in a dryland river: evidence from a multispecies demographic model. *Ecosphere*, v. 10, n. 4, p. 2681, 2019.

ROLLS, R. J. et al. Scaling biodiversity responses to hydrological regimes. *Biological Reviews*, v. 93, n. 2, p. 971-995, 2018.

ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, v. 98, n. 1, p. 156-162, 2002.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S. & ELICEIRI, K. W. "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis", *Nature methods*, v. 9, n. 7, p. 671-675, 2012.

- SCHRIEVER, T. A. et al. Hydrology shapes taxonomic and functional structure of desert stream invertebrate communities. *Freshwater Science*, v. 34, n. 2, p. 399-409, 2015.
- SHUAI, F.; YU, S.; LEKK, S. & LI, X. Habitat effects on intra-species variation in functional morphology: Evidence from freshwater fish. *Ecology and evolution*, v. 8, n. 22, p. 10902-10913, 2018.
- SIBBING, F. A.; NAGELKERKE, L. AJ. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 10, n. 4, p. 393-437, 2001.
- SILVA, J. M. C.; BARBOSA, L. C. F.C; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. The Caatinga: Understanding the Challenges. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. *Springer*. 3-19p. 2018.
- SILVA, N.M & SANDOVAL, D. S.E. A comparison of seining and electrofishing for fish community bioassessment in a Mexican Atlantic slope montane river. *North American Journal of Fisheries Management*, v. 28, n. 6, p. 1725-1732, 2008.
- SILVA, V. EL et al. Functional traits of fish species: Adjusting resolution to accurately express resource partitioning. *Frontiers in Marine Science*, v. 6, p. 303, 2019.
- TEICHERT, N. et al. 2017. Functional redundancy and sensitivity of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems. *Scientific Reports*, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2017.
- TERESA, F. B; RODRIGUES-FILHO, C. A.S & LEITÃO, R. P. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riacho. *Oecologia Australis*. 25(2):415-432, 2021.
- TOWNSEND, C. R. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, v. 8, n. 1, p. 36-50, 1989.
- VILLÉGER, S. et al. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20: 1512-1522. 2010.
- VILLÉGER, S. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*. 2017a.
- VILLÉGER, S.; Computando Índices de Diversidade Funcional. Sébastien Villéger. 2017b. Disponível em: <http://villeger.sebastien.free.fr/homepage.html> acesso em: novembro de 2020.
- VILLÉGER, S.; MASON N.W.H. & MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.
- VITULE, J. RS et al. We need better understanding about functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity and Conservation*, v. 26, n. 3, p. 757-762, 2017.

VORSTE, R. V. et al. Invertebrate communities in gravel-bed, braided rivers are highly resilient to flow intermittence. *Freshwater Science*, v. 35, n. 1, p. 164-177, 2016.

WALKER, B. H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, v. 6, n. 1, p. 18-23, 1992.

WALKER, B. H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation biology*, v. 9, n. 4, p. 747-752, 1995.

WARNES, G. R.; BOLKER, B.; LUMLEY, T. gtools: Various R Programming Tools. 978. 2020.

WATSON, D. J.; BALON, E. K. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, v. 25, n. 3, p. 371-384, 1984.

WEBB, Paul W. Form and function in fish swimming. *Scientific American*, v. 251, n. 1, p. 72-83, 1984.

WEBB, P. W.; WEIHS, D. Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*: 115: 115-117. 1986.

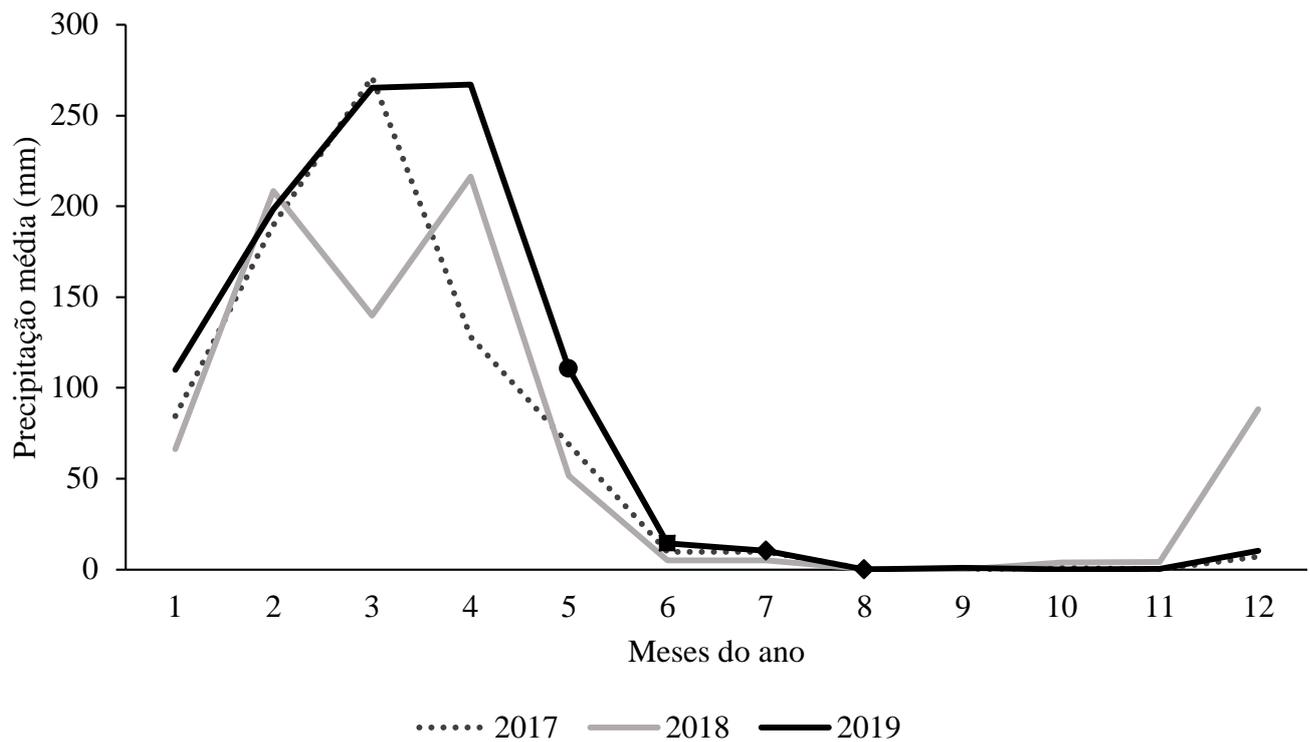
WEBER, C. et al. Winter disturbances and riverine fish in temperate and cold regions. *BioScience*, v. 63, n. 3, p. 199-210, 2013.

WEBSTER, J.R., WAIDE, J.B. & PATTERN, B.C. Nutrient recycling and the stability of ecosystems. Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems. CONF 740513 National Technical Information Service, *Springfield, VA*. 1975.

WINEMILLER, K. O. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343 – 365. 1991.

WINEMILLER, K. O. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of fishes*, v. 26, n. 3, p. 177-199, 1989.

APÊNDICE B – GRÁFICO DE PRECIPITAÇÃO MÉDIA DA BACIA DO RIO ACARAÚ



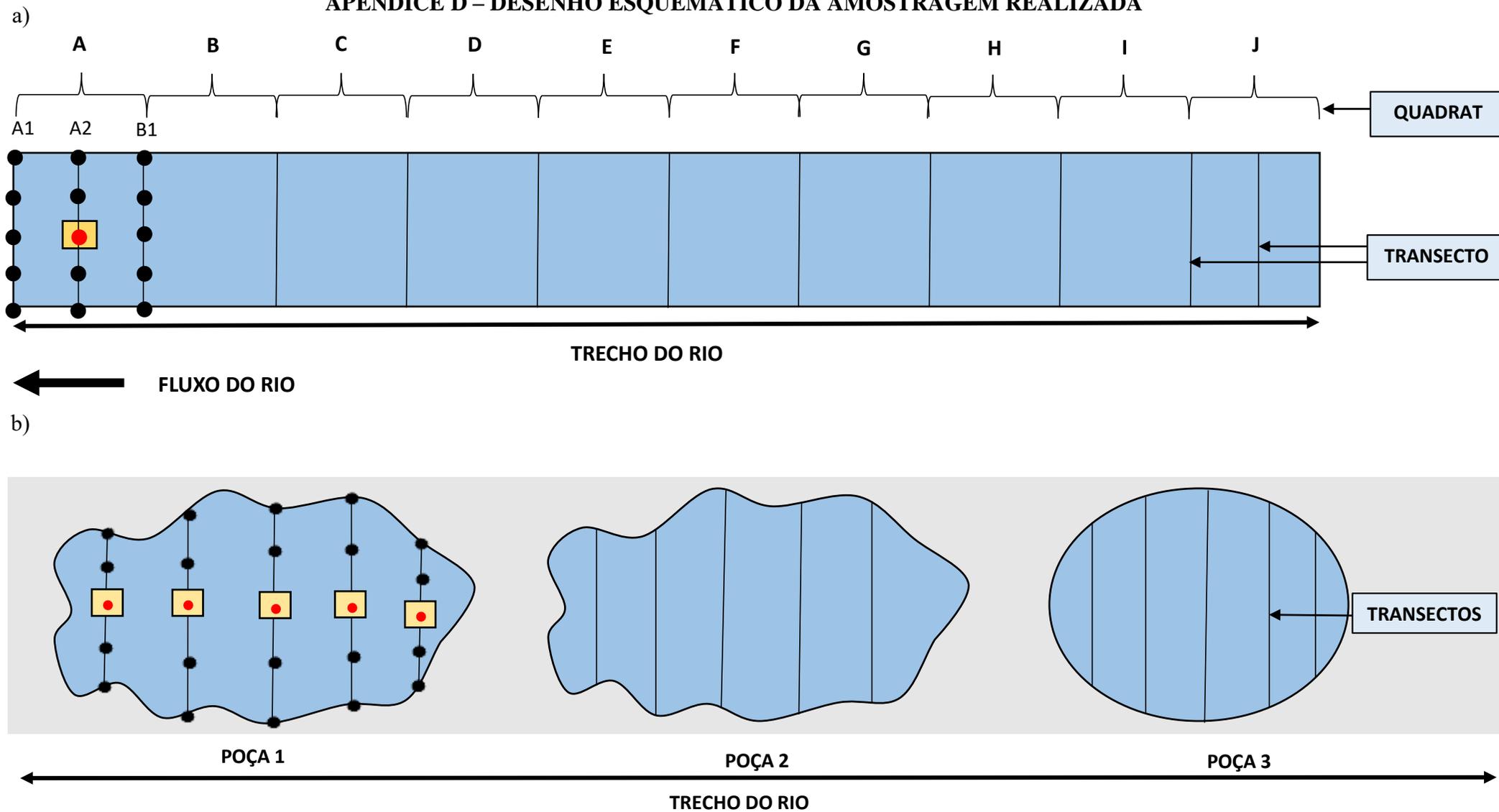
APÊNDICE A – Precipitação média mensal para os anos de 201, 2018 e 2019 da Bacia do rio Acaraú. ●: Amostragem realizada no período de cheia; ■: Amostragem realizada nas fases de cheia e seca; ◆: Amostragem realizada na fase de seca. Fonte dos dados: Funceme - Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. Disponível em: <http://www.funceme.br/>. Acesso em novembro de 2020.

APÊNDICE C – TRECHOS DOS CINCO RIOS AMOSTRADOS NAS FASES DE CHEIA E SECA



APÊNDICE B - Trechos dos rios amostrados: A - E fase de cheia; F - J fase de seca. A e F: Riacho Caioca; B e G: Riacho Batoque; C e H: Riacho Sabonete; D e I: Riacho Renato Parente; E e J : Riacho Cajazeiras. Fonte: Bianca Terra e Yarley Vital.

APÊNDICE D – DESENHO ESQUEMÁTICO DA AMOSTRAGEM REALIZADA

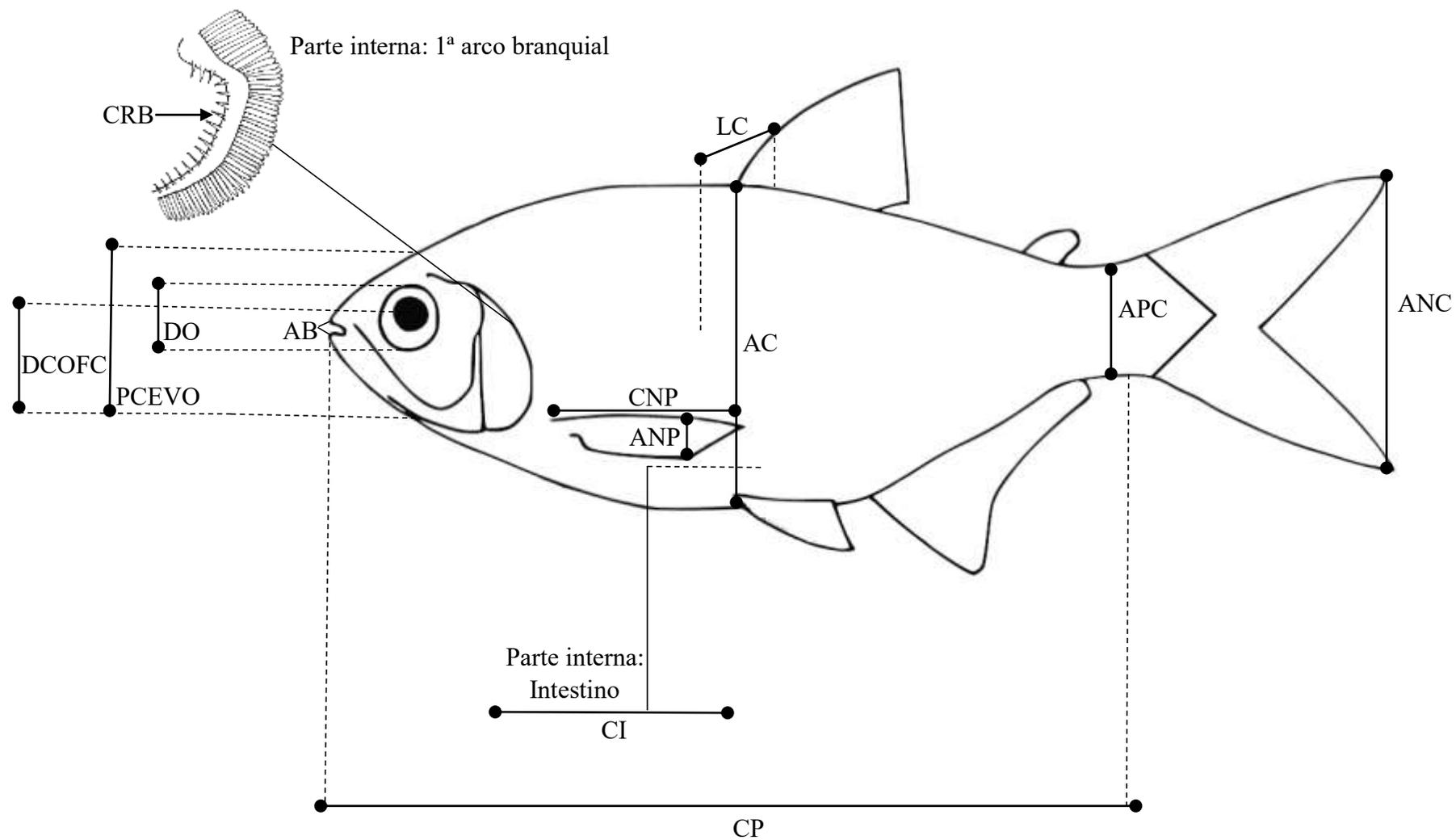


APÊNDICE C - Desenho esquemático da amostragem realizada. a: Desenho amostral na fase de cheia. b: Desenho amostral na fase de seca. Cada ponto preto em ambos os esquemas representam as marcações onde foram coletadas informações sobre o habitat, os pontos em vermelho com fundo amarelo representam as marcações onde foram coletadas características físico-químicas da água com o medidor multiparâmetros.

**APÊNDICE E – NÚMERO DE INDIVÍDUOS DE CADA ESPÉCIE SELECIONADOS
PARA A MENSURAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS NAS FASES DE CHEIA
E POÇAS**

Espécie	Cheia	Seca
<i>Astyanax bimaculatus</i>	28	30
<i>Astyanax fasciatus</i>	30	30
<i>Cichlasoma orientale</i>	6	11
<i>Characidium</i> sp.	11	-
<i>Hoplias malabaricus</i>	4	7
<i>Hemigrammus rodwayi</i>	9	7
<i>Hemigrammus jaguaribensis</i>	-	3
<i>Phenacogaster calverti</i>	23	4
<i>Poecilia reticulata</i>	4	30
<i>Poecilia vivipara</i>	-	3
<i>Pimelodella</i> sp.	1	-
<i>Serrapinnus heterodon</i>	30	10
<i>Serrapinnus piaba</i>	3	8
<i>Steindachnerina notonota</i>	5	16
<i>Bryconamericus</i> sp.	2	-
<i>Compsura heterura</i>	4	11
<i>Crenicichla menezesi</i>	1	1
<i>Hyphessobrycon piabinhas</i>	1	-
<i>Hypostomus</i> sp.	2	2
<i>Cichla monoculus</i>	-	3
<i>Pygocentrus nattereri</i>	-	1

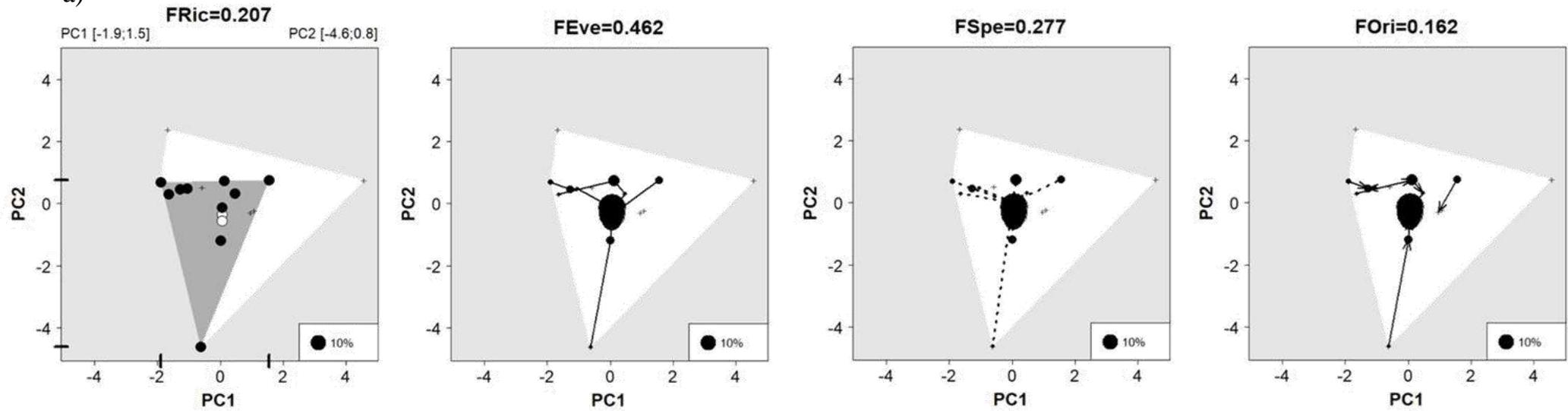
**APÊNDICE F – DESENHO ESQUEMÁTICO DAS MEDIDAS MORFOLÓGICAS EXTERNAS E INTERNAS MENSURADAS
(DEFINIÇÃO DOS CÓDIGOS DISPOSTA NA TABELA 3)**



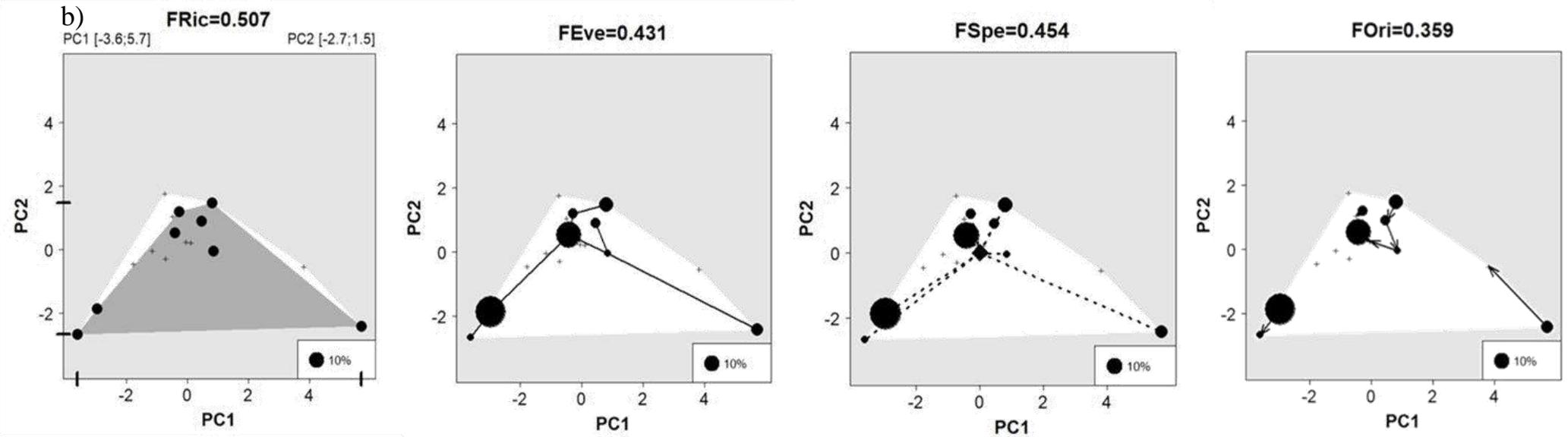
APÊNDICE G – ESPAÇOS FUNCIONAIS OBTIDOS ATRAVÉS DO CÁLCULO DOS ÍNDICES DE DIVERSIDADE POR AMOSTRAS NAS FASES DE CHEIA E SECA

AMOSTRA 1

a)

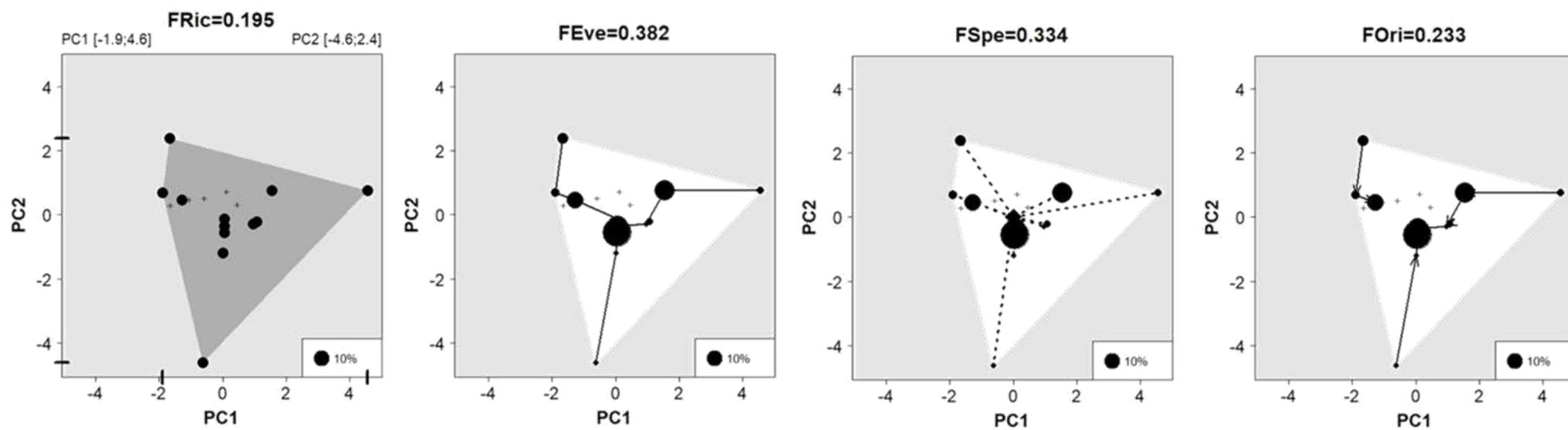


b)

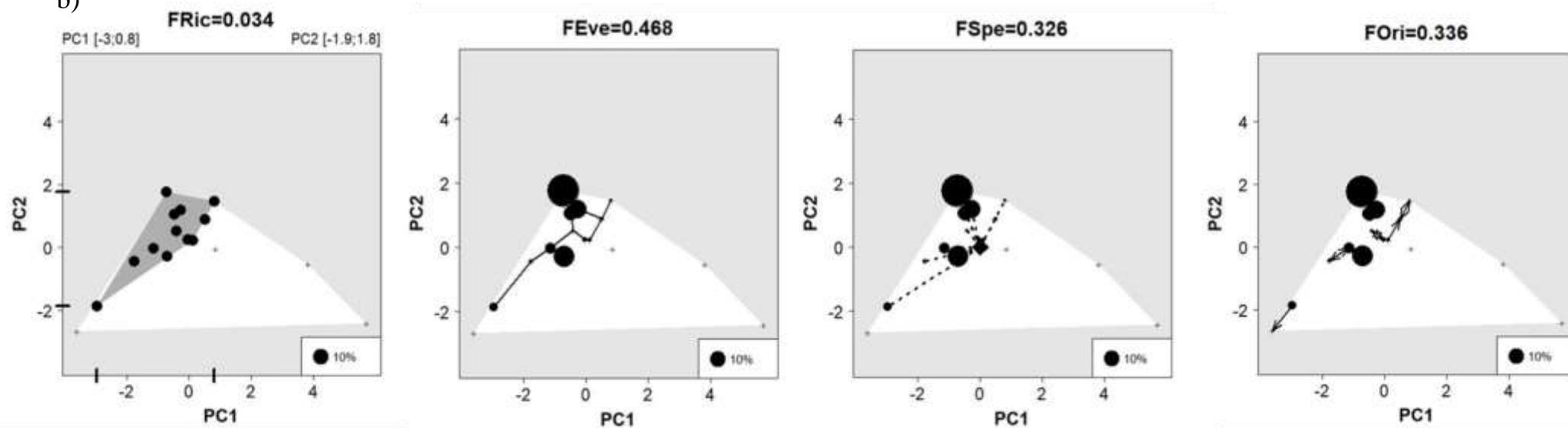


AMOSTRA 2

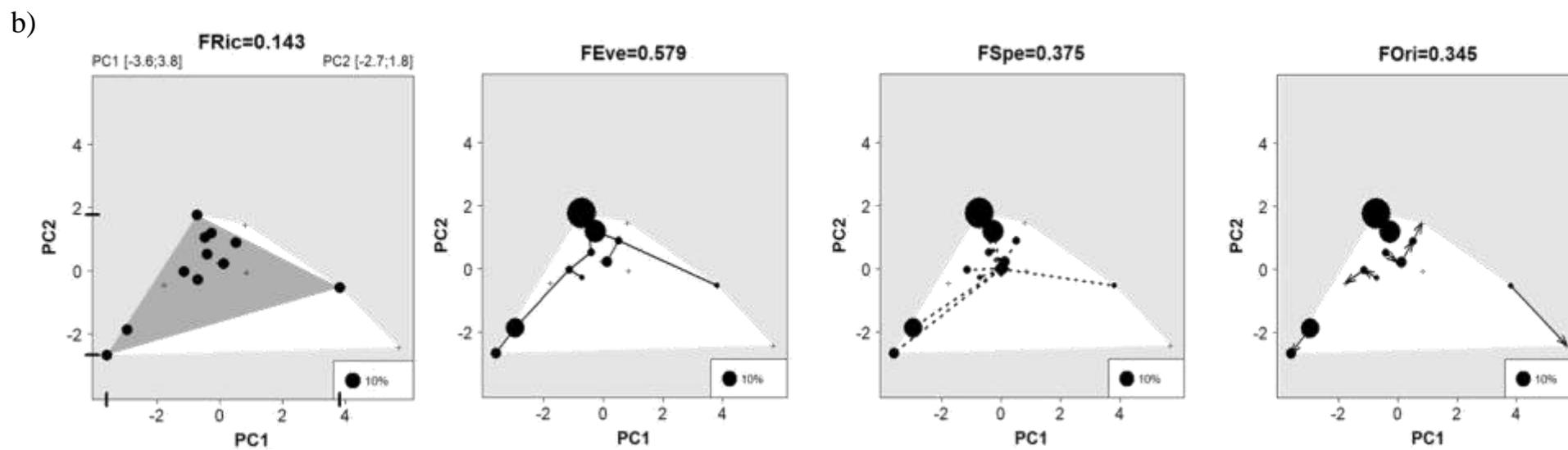
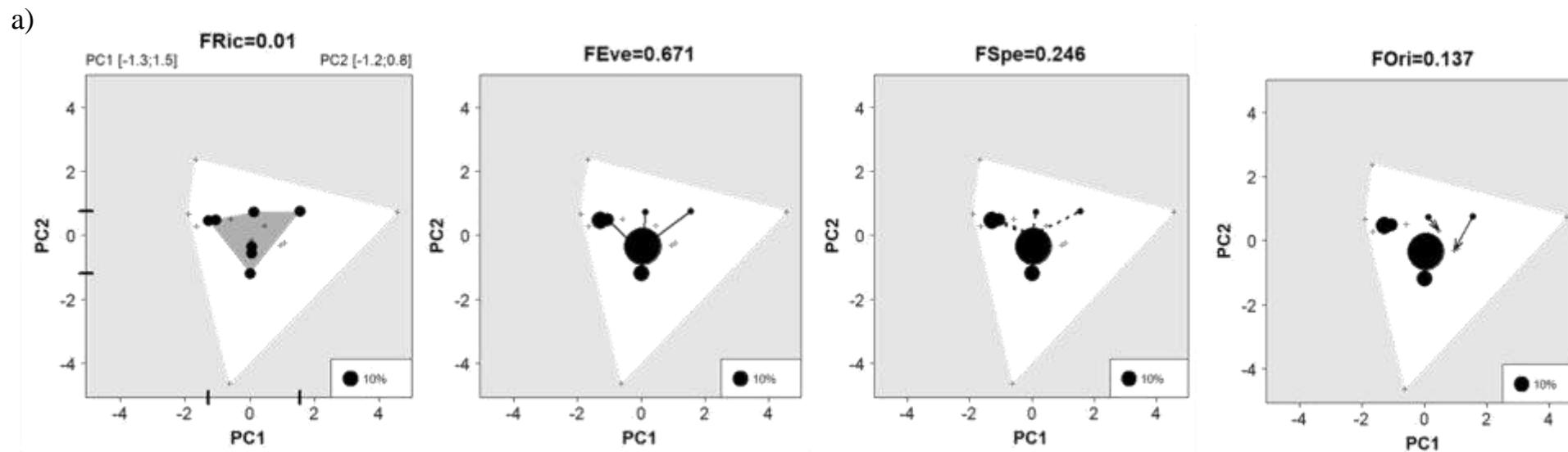
a)



b)

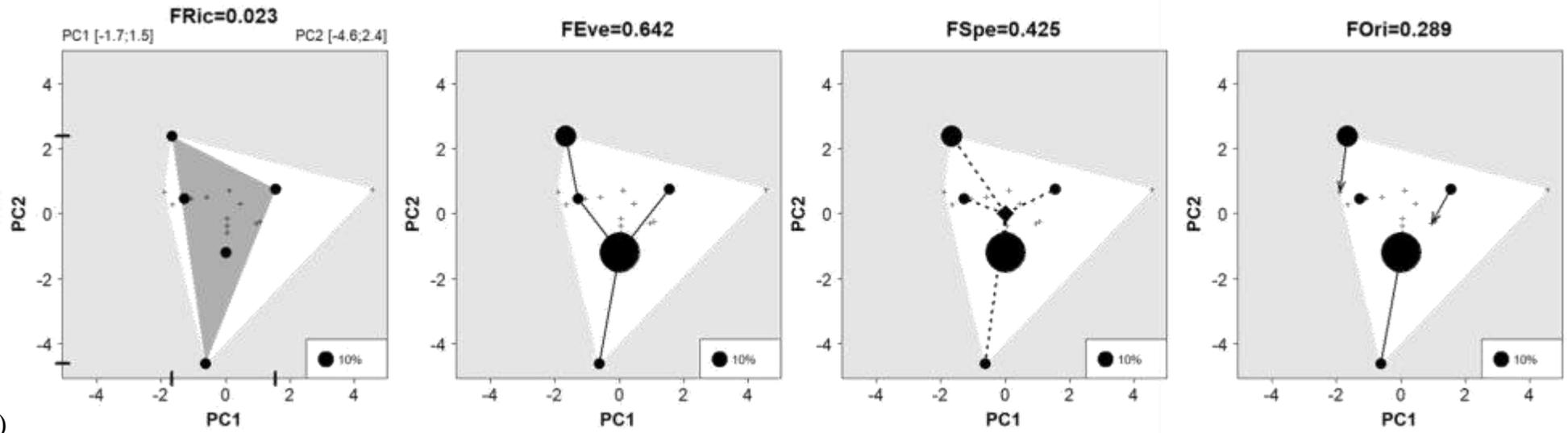


AMOSTRA 3



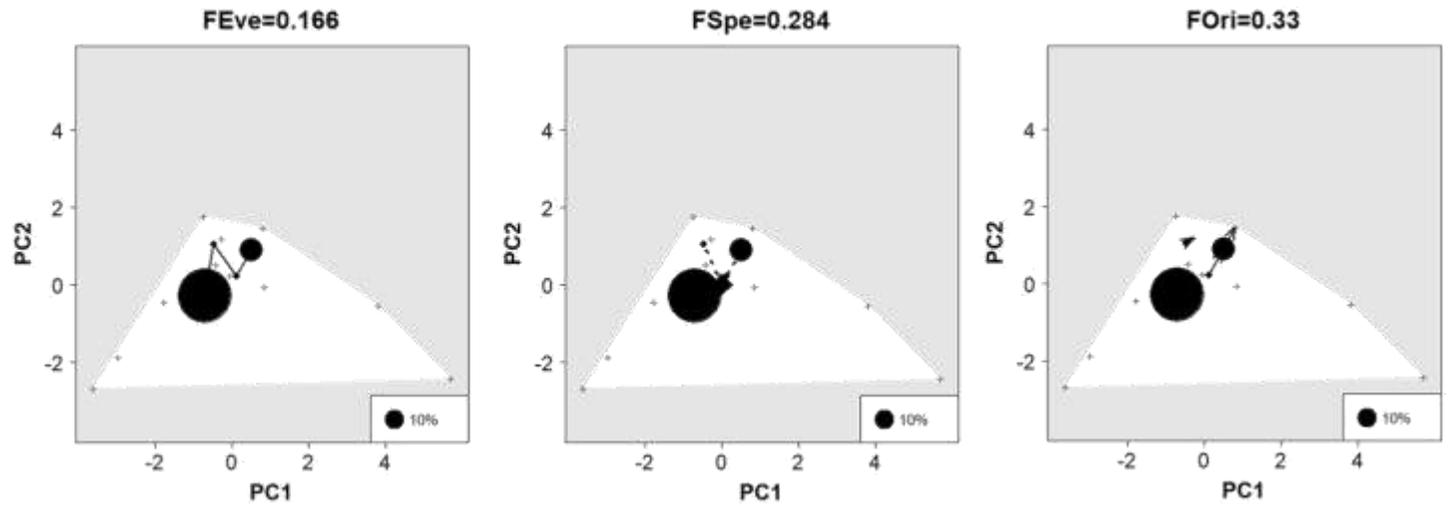
AMOSTRA 4

a)



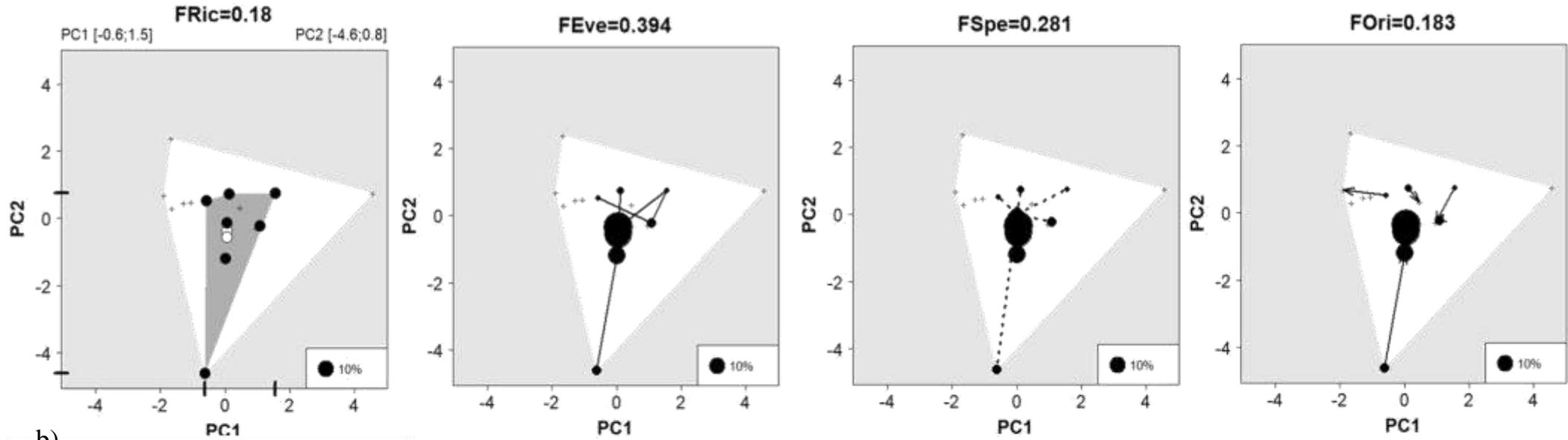
b)

*

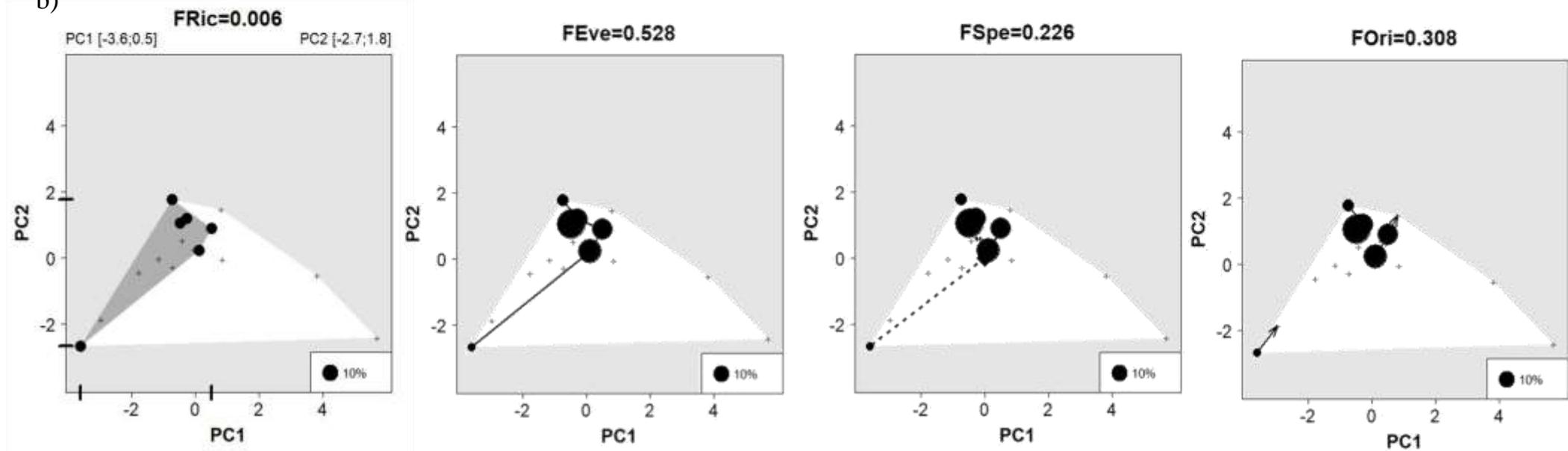


AMOSTRA 5

a)



b)



APÊNDICE F - Espaços funcionais elaborados a partir dos dois primeiros eixos da PCoA, para os índices de FRic, FEve, FOr e FSpe nas fases de cheia (a) e seca (b) por amostra. O símbolo “+” representa as espécies ausentes. Polígonos em cinza representam o espaço funcional preenchido pelas espécies encontrada em cada amostra em seus respectivos períodos hidrológicos. Polígonos em branco representam o *pool* total de espécies coletadas por período, e os círculos preto representam as espécies e seus pesos relativos (porcentagem no canto inferior direito). * FRic ausente pois a amostra apresentava menos do que duas espécies (quantidade mínima para ser calculado FRic).