



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

FACUNDO ALVAREZ

**Clima, solo e água: importância de variáveis ambientais na determinação da
distribuição potencial de peixes de rios e riachos amazônicos**

Belém, Pará, Brasil

2017

FACUNDO ALVAREZ

Clima, solo e água: importância de variáveis ambientais na determinação da distribuição potencial de peixes de rios e riachos amazônicos

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia. Área de concentração: Ecologia. Linha de Pesquisa: Ecologia de Organismos e Populações

Orientador: Dr. Pedro Gerhard - EMBRAPA

Co-orientador: Dr. Luciano Montag - ICB/UFPA

Belém, Pará, Brasil

2017

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 autor

A473c Alvarez, Facundo
 Clima, solo e água: importância de variáveis ambientais na
 determinação da distribuição potencial de peixes de rios e riachos
 amazônicos. / Facundo Alvarez. - 2017.
 46 f. : il. color.
 Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPGECO),
 Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, 2017.
 Orientação: Prof. Dr. Pedro Gerhard
 Coorientação: Prof. Dr. Luciano Montag.

1. Modelagem - . 2. Ictiofauna - Amazonas. 3. MaxEnt. I. Gerhard,
Pedro, *orient.* II. Título

CDD 577.015118

Clima, solo e água: importância de variáveis ambientais na determinação da distribuição potencial de peixes de rios e riachos amazônicos

FACUNDO ALVAREZ

Banca examinadora

Dr. **Pedro Gerhard** – Membro interno (Presidente)
EMBRAPA Monitoramento por Satélite

Dr. **Raphael Ligeiro** – Membro interno
UFPA/ICB

Dr.^a **Karina Dias** – Membro interno
UFPA/Altamira

Dr. **Leandro Juen** – Membro interno
UFPA/ICB

Dr. **Bruno Vilela** – Membro externo
Washington University in Saint Louis/ Dept. of Biology

Dr. **Thiago Bernardi Vieira** – Membro externo
UFPA/Altamira

Belém (PA), 31 de julho de 2017

AGRADECIMENTOS

Em primeira instância agradeço a minha família e seu amor incondicional.

Agradeço...

aos meus amigos “*do mundo*” pelo seu apoio e presença... ainda na distância.

ao Governo Federal Brasileiro e à Organização dos Estados Americanos (OEA) por ter me concedido a possibilidade de desenvolver o meu mestrado no Brasil.

o apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPGECO) da Universidade Federal do Pará, particularmente ao Instituto de Ciências Biológicas e aos professores, pesquisadores, estudantes e pessoal da logística que de forma direta ou indireta permitiram o desenvolvimento desse mestrado facilitando sempre as coisas.

ao Dr. *Pedro Gerhard* por ter-me aceitado como seu estudante para poder desenvolver e criar este projeto e pelos conhecimentos transmitidos não só durante o processo, mas também nas disciplinas que ministrou.

aos coautores do trabalho, *Daniel Paiva Silva* e *Bruno Spacek* pelas contribuições e os conhecimentos compartilhados durante o processo do mestrado.

aos professores *Renata Frederico* e *Bruno Barreto* pelas contribuições na elaboração do trabalho e os conhecimentos transmitidos.

aos membros da banca por aceitarem participar na avaliação do trabalho, tenho certeza que suas contribuições faram desse trabalho uma melhor obra.

Faço também um destaque especial para agradecer à professora Dra. *Iracilda Sampaio* e ao professor Dr. *Luciano Montag* pelo apoio constante a o acompanhamento durante cada fase do trabalho e da minha estadia no Brasil.

Sei que pode parecer clichê, mas ainda assim são palavras sinceras, quero agradecer a todas aquelas pessoas que me acompanharam e acompanharam a evolução do trabalho aportando ideias, ajudas, opiniões, críticas construtivas, perspectivas e até apoio emocional nos momentos difíceis... Obrigado!

RESUMO

Estimar as distribuições espaciais das espécies é um dos principais objetivos da macroecologia, ainda mais quando os esforços amostrais não conseguem atingir os conhecimentos sobre os padrões demográficos das espécies alvo. Neste sentido os modelos de distribuição de espécies (MDE) aproximam o nicho fundamental das espécies a partir da extrapolação de variáveis predictoras relacionadas com dados de presença ou presença/ausência das espécies. A bacia Amazonas-Tocantins está caracterizada por uma forte dinâmica ambiental que condiciona de forma diferencial a ictiofauna regional à diferentes escalas espaciais. Para caracterizar a percepção diferencial dos habitats por parte das espécies os modelos foram configurados com base nas distribuições espaciais de quatro espécies de rio, *Ageneiosus inermis*, *Acestrorhynchus falcatus*, *Pygocentrus nattereri* e *Plagioscion squamosissimus* e quatro de riachos, *Crenuchus spilurus*, *Helogenes marmoratus*, *Helogenes marmoratus* e *Trichomycterus hasemani*. Os objetivos do trabalho foram: (i) Determinar qual conjunto de variáveis predictoras permitem obter melhores representações espaciais para as espécies de rios e riachos empregando MDE e, (ii) Avaliar o poder preditivo de MaxEnt para gerar MDE de rios e riachos empregando diferentes conjuntos de variáveis predictoras. Os registros espaciais que apresentaram autocorrelação espacial foram processados a partir do pacote spThin. Para caracterizar a dinâmica ambiental foram incorporados 78 variáveis divididas em três tratamentos: PCA1 (variáveis climáticas), PCA2 (variáveis climáticas, declividade e fluxo acumulado) e PCA3 (variáveis climáticas, declividade, fluxo acumulado, topográficas e edáficas). Foi empregado o software MaxEnt, configurado a partir do pacote ENMeval. Dois aspectos podem ser observados nos resultados, para espécies de rios a incorporação de variáveis hidrológicas, topográficas e edáficas permite obter representações mais precisas e restritas espacialmente do que somente empregando variáveis climáticas. E em segundo lugar, independente da complexidade dimensional do sistema, MaxEnt permite obter MDEs com alto poder preditivo tanto para espécies de rios como para espécies de riachos. No caso de espécies de rios os preditores macroscópicos (variáveis climáticas - PCA1) permitiram representar seus requisitos ambientais e suas amplas distribuições espaciais. Enquanto que, variáveis climáticas, hidrológicas, topográficas e edáficas (PCA3) atuaram como filtros ambientais restringindo as distribuições espaciais de ambas às espécies de rios e riachos. A complexidade dimensional do sistema não afeta a capacidade de representação espacial de MaxEnt, observando que, no caso de espécies de riachos MaxEnt mostrou maior capacidade de representação espacial.

Palavras-chave: Modelaje, ictiofauna, Amazonas, MaxEnt, nicho.

ABSTRACT

Estimating the spatial distributions of species is one of the main objectives of macroecology, especially when sampling efforts fail to reach the demographic knowledge of the target species. In this sense, the species distribution models (SDM) allow us to approach the fundamental niche of the species from the extrapolation of predictor variables. The Amazonas-Tocantins basin is characterized by a strong environmental and physical dynamics that act differently in the regional ichthyofauna at different spatial scales. Due to the differential perception of habitats by the species, four species of rivers were included, *Ageneiosus inermis*, *Acestrorhynchus falcatus*, *Pygocentrus nattereri* and *Plagioscion squamosissimus*, and four species of streams, *Crenuchus spilurus*, *Helogenes marmoratus*, *Helogenes marmoratus* and *Trichomycterus hasemani*. The objectives of the study were: (i) To determine which set of predictor variables allows better spatial representations for the species of rivers and streams using SDM; and (ii) To evaluate the predictive power of MaxEnt to generate SDM of rivers and streams using different sets of Predictor variables. The spatial records that presented spatial autocorrelation were processed from the spThin package. To characterize the environmental dynamics, 78 predictors were divided into three treatments: PCA1 (climatic variables), PCA2 (climatic variables, slope and accumulated flow) and PCA3 (climatic variables, slope, accumulated flow, topographic and edaphic variables). MaxEnt software was used and configured from the ENMeval package. Two aspects can be observed in the results: the use of hydrological, topographic and edaphic variables allows to obtain more precise and spatially restricted representations than only climatic variables. In the second place, it is evident that, regardless of the dimensional complexity of the system, MaxEnt allows to obtain MDEs with high predictive power for both river species and species of streams. In the case of river species, the macroscopic predictors (climatic variables - PCA1) allowed to represent their environmental requirements and their wide spatial distributions. Meanwhile, climatic, hydrological, topographic and edaphic variables (PCA3) acted as environmental filters restricting the spatial distributions of both species of rivers and streams. The dimensional complexity of the system does not affect the spatial representation capacity of Maxent, observing that, in the case of species of streams MaxEnt showed greater capacity of spatial representation.

Key-words: Modeling, ichthyofauna, Amazon, MaxEnt, niche.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Límites físicos políticos, principales componentes hidrográficos y unidades morfo-estructurales de la cuenca Amazónica (**1-** Cadena Andina; **2-** Escudo de las Guyanas; **3-** Escudo Brasileño y **4-** Planicie fluvial)..... 20
- Figura 2:** La preparación de datos tanto espaciales como ambientales definen la etapa de pre-modelaje donde son ajustadas las variables predictoras y los registros geoespaciales. Durante el proceso ENMeval son configurados los parámetros de MaxEnt (RM y feature-class). Por último la evaluación del modelo (externo a ENMeval) permite la generación de las matrices de adecuabilidad ambiental para las especies..... 22
- Figura 3:** Registros espaciales de las especies antes (●) y después (●) de ser aplicada la función de atenuación espacial ‘thin’. En los correlogramas se pueden observar los resultados de correlación espacial antes y después de aplicada la función ‘thin’ 28
- Figura 4:** Los valores de media de AUC no mostraron diferencias frente a los diferentes tratamientos incorporados, sin embargo el poder predictivo de MaxEnt fue en media mayor para las especies asociadas a arroyos (valores de medias con 95% de intervalo de confianza)..... 29
- Figura 5:** Tamaños de distribución potencial para especies de ríos y arroyos con mayores valores asociadas a las especies de ríos, mostrando diferencias en los tres tratamientos incorporados (valores de medias con 95% de intervalo de confianza)..... 30
- Figura 6:** Las matrices fueron cortadas a partir del umbral ROC, los valores de media y desviación estándar de AUC mostraron pocas diferencias entre los tratamientos y dentro de cada grupo (ríos vs. arroyos)..... 32

LISTA DE TABELAS

Tabla 1: Cantidad de registros espaciales extraídos para cada especie desde diferentes plataformas virtuales. Valores asociados a datos originales (ya filtrados) y datos finales después de ser aplicada la función ‘thin’	27
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

SUMARIO

APRESENTAÇÃO	11
INTRODUCCIÓN	16
MATERIALES Y MÉTODOS	19
Área de estudio	19
Especies incorporadas	20
Obtención, edición y tratamiento de los registros espaciales	21
Variables ambientales y climáticas	23
Selección y ajuste paramétrico del modelo.....	25
Estructura del modelo, calibración y modelaje.....	26
RESULTADOS	27
Registros espaciales, predictores y auto-correlación espacial	27
Evaluación de los modelos	28
Modelos obtenidos, matrices de adecuabilidad ambiental.....	30
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIÓN	37
REFERÊNCIAS	38
ANEXO A - Variables predictoras incorporadas en el algoritmo y tratamientos definidos a partir de las mismas.	46

APRESENTAÇÃO

Um dos principais objetivos da macroecologia é o conhecimento e a predição das distribuições espaciais das espécies em relação à dinâmica ambiental e física dos ecossistemas. Os padrões atuais de distribuição espacial das espécies são o resultado histórico de eventos ecológicos e evolutivos que atuam em diferentes escalas espaciais e temporais (Peterson, 2001). Soberón (2007) define que a presença de uma espécie em um determinado espaço depende de três elementos: as interações bióticas (B), o espaço ambiental (A) e as capacidades de dispersão e movimentação das espécies (M), elementos que são reunidos em um diagrama conceitual denominado BAM.

Os modelos de distribuição de espécies (MDE) calculam o hiper-volume n -dimensional aproximando o nicho fundamental das espécies a partir da extrapolação de variáveis preditoras ambientais e físicas que definem o espaço ambiental (Hutchinson, 1957; Anderson et al., 2006). A dimensionalidade do modelo está condicionada pela quantidade e qualidade das variáveis predictoras incorporadas no algoritmo e devem permitir a representação da realidade sem por em risco a complexidade do sistema.

A dinâmica ambiental que caracteriza a complexa rede hidrológica Amazonas-Tocantins condiciona de forma diferencial os padrões demográficos da ictiofauna a diferentes escalas espaciais. Elementos hidrológicos como a geomorfologia e as dimensões dos corpos d'água estruturam a conectividade dos habitats definindo de forma diferencial as áreas de uso das espécies (Matthews, 1998). Por exemplo, espécies associadas a rios (espécies pelo geral grandes) são afetadas principalmente pelo período pluviométrico (Minns, 1995). A intensidade e frequência das chuvas nas cabeceiras definem os períodos de cheia e estiagem e condiciona o alargamento das áreas periodicamente alagadas. Porém, as espécies associadas a riachos (espécies pelo geral pequenas) dependem fundamentalmente das precipitações locais (Junk, 1989).

Como foi sinalado por Radinger y Wolter (2014) além de existir diferenças nas distribuições espaciais a nível taxonômico, fatores fisiológicos, anatômicos e morfológicos condicionam os padrões espaciais de distribuição da ictiofauna. No nível fisiológico, os umbrais de tolerância ambiental e a percepção do entorno divide dois grandes grupos de organismos, os de “grão fino” e os de “grão grosso” (McArthur y Levins, 1964). Em relação à anatomia e morfologia dos organismos, os tamanhos relativos dos corpos e a morfometria das nadadeiras caudais definem espécies com diferentes tamanhos de distribuição espacial (Minns, 1995; Radinger y Wolter (2014).

Espera-se que de acordo com a capacidade de deslocamento e percepção dos habitats, as espécies de rios tenham distribuições espaciais mais amplas e que seus padrões espaciais estejam associados principalmente com variáveis climáticas regionais. Para o caso das espécies de riachos, espera-se que suas menores capacidades de deslocamento e percepção dos habitats limitem espacialmente a distribuição das espécies e suas áreas de uso. Por outro lado, ao serem incorporadas variáveis preditoras representativas de ecossistemas aquáticos (fluxo acumulado e declividade), se espera que os MDE permitam representações espaciais de maior precisão e com maiores restrições espaciais tanto para espécies de rios quanto para espécies de riachos.

Para testar isto os objetivos desta investigação são: (i) Avaliar o poder preditivo de MaxEnt para gerar MDE de peixes de rios e riachos empregando diferentes conjuntos de variáveis preditoras. (ii) Determinar qual conjunto de variáveis preditoras (climáticas, hidrológicas, topográficas e edáficas) permitem obter melhores representações espaciais para as espécies de rios e riachos empregando a modelagem de distribuição de espécies (MDE).

O trabalho foi desenvolvido nas bacias hidrográficas dos rios Amazonas e Tocantins. A ictiofauna foi escolhida tendo em consideração as amplas distribuições espaciais na área de estudo, a abundância dos registros e a fácil identificação taxonômica das espécies. Foram incluídos os registros de ocorrência de quatro espécies de rios, *Ageneiosus inermis* (Linneaus, 1766), *Acestrorhynchus falcatus* (Bloch, 1794), *Pygocentrus nattereri* (Kner, 1858) e *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) e quatro espécies de riachos, *Crenuchus spilurus* (Günther, 1863), *Ituglanis amazonicus* (Steindachner, 1882), *Helogenes marmoratus* (Günther, 1863) e *Trichomycterus hasemani* (Eigenmann, 1914). A diferença existente nos esforços amostrais dentro de grandes áreas de trabalho gera uma forte autocorrelação espacial nos registros espaciais, enviesando os dados. Por este motivo, a autocorrelação espacial foi testada a partir do cálculo do índice de Morán. Para as espécies que apresentaram índices de Morán maiores ou menores a 0,2 nos registros foi aplicada a função de atenuação espacial ‘thin’ dentro do pacote spThin (Aiello-Lammens et al., 2015), do programa R (R Development Core Team, 2012).

Foram incorporadas 78 variáveis ambientais (Anexo A) com 2,5 minutos de arco de resolução espacial. Posteriormente estas variáveis foram agrupadas em três tratamentos e dentro de cada tratamento foi aplicado uma Análise de Componentes

Principais (PCA), a saber, PCA1 (com 19 variáveis do WorldClim), PCA2 (as 19 variáveis anteriores mais fluxo acumulado, altitude e declividade) e PCA3 (todas as anteriores variáveis anteriores utilizadas no PCA1 e PCA2 mais 56 variáveis edáficas).

Foi empregado o software MaxEnt para o processo de modelagem. Os parâmetros de MaxEnt foram configurados no R a partir da função ‘ENMevaluate’ (Phillips et al., 2006; R Development Core Team, 2012; Muscarella et al., 2014). Realizaram-se duas ANOVAs aninhadas de medidas repetidas para determinar as diferenças existentes entre os diferentes conjuntos de variáveis preditoras em relação aos valores de AUC e aos tamanhos de distribuição (número de células x 1000) das espécies de rios e riachos.

No software R, a função de atenuação espacial ‘thin’ do pacote spThin (Aiello-Lammens et al., 2015) permitiu identificar as distâncias NND (Nearest Neighbor Distance) a partir das quais a informação dentro do sistema é redundante. Isto permitiu diminuir consideravelmente a autocorrelação espacial dos registros incorporados tanto para espécies de rios quanto para espécies de riachos. Os oito primeiros eixos dos PCAs obtidos representaram respectivamente 99,1% (PCA1), 97,2% (PCA2) e 90% (PCA3) da variação total em relação às variáveis ambientais originais. Seguindo Hosmer e Lemeshow (2013) todos os MDE obtidos a partir dos dados de teste foram bons com valores de média de AUC de 0,77 para as espécies associadas a rios e 0,85 para as espécies associadas a riachos. Em relação aos tamanhos de distribuição, existiram diferenças entre as espécies associadas a rios e riachos ($F_{2,156} = 14,988$; $p < 0,01$) com valores médios de 236 (números de células x 1000) para as espécies de rios e 150 (números de células x 1000) para as espécies de riachos.

Os resultados obtidos nesta investigação complementam os conhecimentos existentes da percepção dos habitats e as distribuições espaciais das espécies de peixes de rios e riachos condicionados pelas variáveis abióticas que caracterizam a bacia Amazonas-Tocantins. Dois aspectos podem ser observados nos resultados, para espécies de rios, o uso de variáveis hidrológicas, topográficas e edáficas permite a obtenção de representações mais precisas e restritas espacialmente do que só variáveis climáticas. Em segundo lugar, evidencia-se que independente da complexidade dimensional do sistema, MaxEnt permite obter MDEs com alto poder preditivo tanto para espécies de rios como para espécies de riachos. O trabalho está na língua espanhola, mas ele será traduzido para a língua inglesa e posteriormente submetido à revista *Freshwater Biology*.

Clima, suelo y agua: importancia de variables ambientales para determinar la distribución potencial de peces de ríos y arroyos amazónicos

Facundo Alvarez^{1*}, Pedro Gerhard², Daniel P. Silva³, Bruno Spacek Godoy⁴ y Luciano F. A. Montag¹

¹Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil; ²EMBRAPA Monitoramento por Satélite, Campinas, São Paulo, Brasil;

³Departamento de Ciências Biológicas, Instituto Federal Goiano, Urutaí, Goiás, Brasil; ⁴Núcleo de Ciências Agrárias e Desenvolvimento Rural, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil.

*Autor de correspondencia: facualva87@gmail.com

RESUMEN

Estimar las distribuciones espaciales de las especies es uno de los principales objetivos de la macroecología, más aún cuando los esfuerzos de colecta no solventan la falta de conocimientos demográficos de las especies foco. En este sentido los modelos de distribución de especies (MDE) permiten aproximar el nicho fundamental de las especies a partir de la extrapolación de variables predictoras. La bacía hidrográfica Amazonas-Tocantins está caracterizada por una fuerte dinámica ambiental y física que condiciona de forma diferencial la ictiofauna regional a diferentes escalas espaciales. Debido a la percepción diferencial de los hábitats por parte de las especies fueron incorporadas en los modelos cuatro especies de ríos, *Ageneiosus inermis*, *Acestrorhynchus falcatus*, *Pygocentrus nattereri* y *Plagioscion squamosissimus* y cuatro especies de arroyos, *Crenuchus spilurus*, *Helogenes marmoratus*, *Helogenes marmoratus* y *Trichomycterus hasemani*. Los registros espaciales que presentaron auto-correlación espacial fueron procesados a partir del paquete spThin. Para caracterizar la dinámica ambiental se incorporaron 78 predictores divididos en tres tratamientos: PCA1 (variables climáticas), PCA2 (variables climáticas, declividad y flujo acumulado) y PCA3 (variables climáticas, declividad, flujo acumulado, topografía y variables edáficas). Se empleó el software MaxEnt, configurado desde el paquete ENMeval. Los objetivos del trabajo fueron (i) Determinar qué conjunto de variables predictoras permiten obtener mejores representaciones espaciales para las especies de ríos y arroyos empleando MDE y, (ii) Evaluar el poder predictivo de MaxEnt para generar MDE de

ríos y arroyos empleando diferentes conjuntos de variables predictoras. Dos aspectos pueden ser observados en los resultados, el uso conjunto de variables hidrológicas, topográficas y edáficas permite la obtención de representaciones más precisas y restringidas espacialmente que utilizando exclusivamente variables climáticas. En segundo lugar, se evidencia que independiente de la complejidad dimensional del sistema, MaxEnt permite obtener MDEs con alto poder predictivo tanto para especies de ríos como para especies de arroyos. En el caso de especies de ríos los predictores macroscópicos (variables climáticas - PCA1) permitieron representar sus requisitos ambientales y sus amplias distribuciones espaciales. Mientras que, variables climáticas, hidrológicas, topográficas y edáficas (PCA3) actuaron como filtros ambientales restringiendo las distribuciones espaciales tanto de las especies de ríos como de arroyos. La complejidad dimensional del sistema no afecta a la capacidad de representación espacial de Maxent, observando que, en el caso de especies de arroyos MaxEnt mostró mayor capacidad de representación espacial.

Palabras claves: Modelaje, ictiofauna, Amazonas, MaxEnt, nicho.

INTRODUCCIÓN

Los padrones espaciales de biodiversidad global son el resultado de la expresión de su ecología e historia evolutiva determinada por factores que operan en diferentes escalas espaciales y temporales: la capacidad de dispersión de las especies, la dinámica ambiental, el medio biótico, la disponibilidad de recursos, los factores históricos y el azar (Peterson, 2001; Soberón, 2010). Siguiendo el diagrama BAM (ver Soberón, 2007) para determinar la distribución espacial de una especie debe considerarse no sólo su espacio geográfico sino también las interacciones bióticas (B), el espacio ambiental (A) y las capacidades de dispersión (M) que delimitan su nicho ecológico. Según Hutchinson (1957) el hiper-volumen n-dimensional que define un nicho ecológico está constituido por variables bionómicas que responden a recursos y actúan en la interface individuo-individuo y variables cenopoéticas que responden a condiciones ambientales y son estáticas en el tiempo (Anderson, 2017). Los modelos de distribución de especies (MDE) permiten aproximar la dimensión espacial y temporal de las especies a partir del espacio multidimensional de n-variables donde ésta se encuentre habitando o donde potencialmente lo podría hacer (Plissock y Fuentes-Castillo, 2011). Para esto, los MDE emplean diferentes algoritmos matemáticos que extrapolan variables ambientales y físicas a partir de los registros geoespaciales conocidos de la especie foco, proyectando como resultado zonas geográficas con atributos abióticos potencialmente propicios para las especies (Hertzog, 2014).

Las representaciones matriciales de los modelos predictivos se ven fuertemente afectadas por la calidad-cantidad de los datos de entrada y por la capacidad de estos para representar el nicho fundamental de las especies (Muscarella et al., 2014; Werkowska et al., 2016). La correcta selección de las variables predictoras que podrían aproximar el nicho fundamental de las especies se convierte en una de las tareas más delicadas en términos operacionales (Filipe et al., 2013; Werkowska et al., 2016). A pesar de que los MDE incorporan diferentes variables climáticas como predictores, el uso exclusivo de estos predictores macroscópicos puede condicionar la capacidad de representación espacial de los modelos (Dominguez-Dominguez et al., 2006; Domisch et al., 2015). En la actualidad se sabe que los MDE de peces configurados con variables regionales responden de forma semejante a aquellos configurados a partir de predictores locales (Frederico et al., 2014). Dimensionar los MDE con diferentes variables ambientales y físicas permite una mejor representación de la realidad. Cada escala

espacial incorpora nuevas variables que influyen sobre las distribuciones de las especies: a escala global el clima, a escala continental la topografía, a escala regional la geología e hidrología y a escala local los tipos de suelos (Soberón, 2007; Pliscoff et al., 2011).

Incluido dentro del sistema forestal tropical más diverso, extenso y continuo del planeta, la bacía Amazónica en conjunto con la bacía Tocantins son responsables de la canalización, transporte y descarga de más del 15% del total de agua de lluvia en los océanos (Goulding et al., 2003). Las variaciones ambientales y topográficas que caracterizan esta extensa área definen la configuración espacial de las diferentes redes hidrográficas modelando la estructura, composición y dinámica de los ecosistemas acuáticos (Junk, 1989; Araújo y Tejerina-Garro, 2009). Frente a esta complejidad ambiental y espacial la ictiofauna responde de forma diferencial. Especies asociadas a ríos son afectadas principalmente por el régimen pluviométrico, la intensidad y frecuencia de las lluvias en las nacientes definen el periodo de “crecida” o “estiaje” y condicionan la ampliación de la zona de inundación (Junk, 1989; Tockner et al., 2010). Sin embargo, las especies asociadas a arroyos dependen fundamentalmente de las precipitaciones locales que en conjunto con la declividad del terreno afectan la geomorfología y dinámica de flujo (Junk et al., 1989; Carlisle et al., 2010).

La percepción de los hábitats es diferente por parte de las especies: los umbrales de tolerancia de la ictiofauna condicionan de forma diferencial las capacidades de respuesta y adaptación de las especies asociadas a grandes ríos y de especies asociadas a arroyos (de Mérona et al., 2001; Guisan et al., 2007). Siguiendo a McArthur y Levins (1964) especies de “grano fino” son aquellas que perciben y responden efectivamente frente a la amplia gama de elementos ambientales que configuran espacial y temporalmente un paisaje. Por lo general, son especies de grande porte con capacidades de desplazamiento que favorecen sus amplios padrones de distribución espacial. De forma opuesta, especies de menores tamaños captan el entorno como “granos gruesos”, percibiendo pequeñas variaciones ambientales del paisaje, lo que limita la amplitud de sus distribuciones espaciales (McArthur y Levins, 1964; Guisan et al., 2007).

Otro elemento que afecta la percepción de los hábitats es el efecto de la escala espacial. Determinados atributos ecológicos de las especies pueden estar condicionados por variables que se expresan a una determinada escala espacial y dejan de expresarse en otras escalas espaciales menores o mayores (Hortal et al., 2010; Peterson et al.,

2012). Por este motivo, incorporar especies con selectividad por órdenes de río mayores y especies asociadas a pequeños arroyos nos permite evaluar cómo la configuración ambiental y física del paisaje podría condicionar de forma diferencial los padrones de distribución espacial de la ictiofauna.

La ictiofauna es objeto de estudio de un gran número de trabajos de MDE desarrollados en casi todos los continentes, sin embargo, en la actualidad la única investigación evaluando la conectividad e influencia de diferentes conjuntos de variables en los padrones de distribución espacial de la ictiofauna amazónica es de Frederico y colaboradores (2014). De hecho, a pesar de la elevada cantidad de datos existentes para caracterizar el ambiente y la biodiversidad regional, la interacción de ambos elementos y cómo estos condicionan finalmente los padrones de distribución de las especies son un factor limitante en los conocimientos ecológicos de las especies (Domínguez-Domínguez et al., 2006; Hortal et al., 2015). En este sentido, nuestra investigación se enfrenta a dos “lagunas de conocimientos” la primera conocida como déficit Wallaceano: referente a la falta de información sobre los padrones de distribución espacial de las especies. Y la segunda es una aproximación al déficit Hutchinsoniano definido como la falta de información sobre la tolerancia de las especies y los padrones de distribución espacial en relación a las variables abióticas que caracterizan el nicho cenopéico (Hortal et al., 2015).

Para caracterizar los escenarios ambientales fueron seleccionados y combinados de forma aditiva diferentes conjuntos de variables climáticas, hidrológicas, topográficas, y edáficas. De acuerdo con la capacidad de desplazamiento y percepción de los hábitats por parte de las especies se espera que las especies de ríos tengan mayores distribuciones potenciales. Mientras que para el caso de especies de arroyos se espera que sus menores capacidades de desplazamiento y percepción de los hábitats limiten espacialmente sus distribuciones predictivas. Por otra parte, al ser incorporadas variables predictoras representativas de ecosistemas acuáticos (flujo acumulado y declividad), se espera que los MDE permitan representaciones espaciales de mayor precisión y con mayores restricciones espaciales tanto para especies de ríos como para especies de arroyos. Para corroborar esto se plantean como objetivos: (i) Evaluar el poder predictivo de MaxEnt para generar MDE de ríos y arroyos frente a diferentes conjuntos de variables predictoras, e (ii) Determinar qué conjunto de variables

predictoras (climáticas, hidrológicas, topográficas y edáficas) permiten mejores representaciones espaciales para las especies de ríos y arroyos utilizando MDE.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La bacía Amazónica-Tocantins es el sistema acuífero terrestre, subterráneo y aéreo más grande del mundo, sus 8,01 millones de Km² representan más del 5% del total de tierras emergidas sustentando los índices de biodiversidad más altos a nivel mundial (Barthem et al. 2004; Molinier et al., 2009). Siguiendo la clasificación Köppen-Geiger, éste complejo sistema hidrobiológico se encuentra insertado en una región climática húmeda de tipo tropical lluviosa, donde su régimen pluviométrico estacional condiciona marcadas variaciones espaciales y temporales fluviométricas (Köppen et al., 1936; Alvares et al., 2013). A pesar de la gran extensión geográfica, la topografía de la región actúa como un factor determinístico sobre las bajas fluctuaciones espaciales de la temperatura, la que oscila entre 24 y 26°C (Sioli, 1975).

Esta red hidrográfica se encuentra dividida en cuatro grandes unidades morfoestructurales (Figura 1) que condicionan los atributos físicos-químicos de sus cuerpos de agua: (1) Cadena Andina, (2) Escudo de las Guyanas, (3) Escudo Brasileño y (4) Planicie fluvial (Sioli, 1975; Filizola et al., 2011).

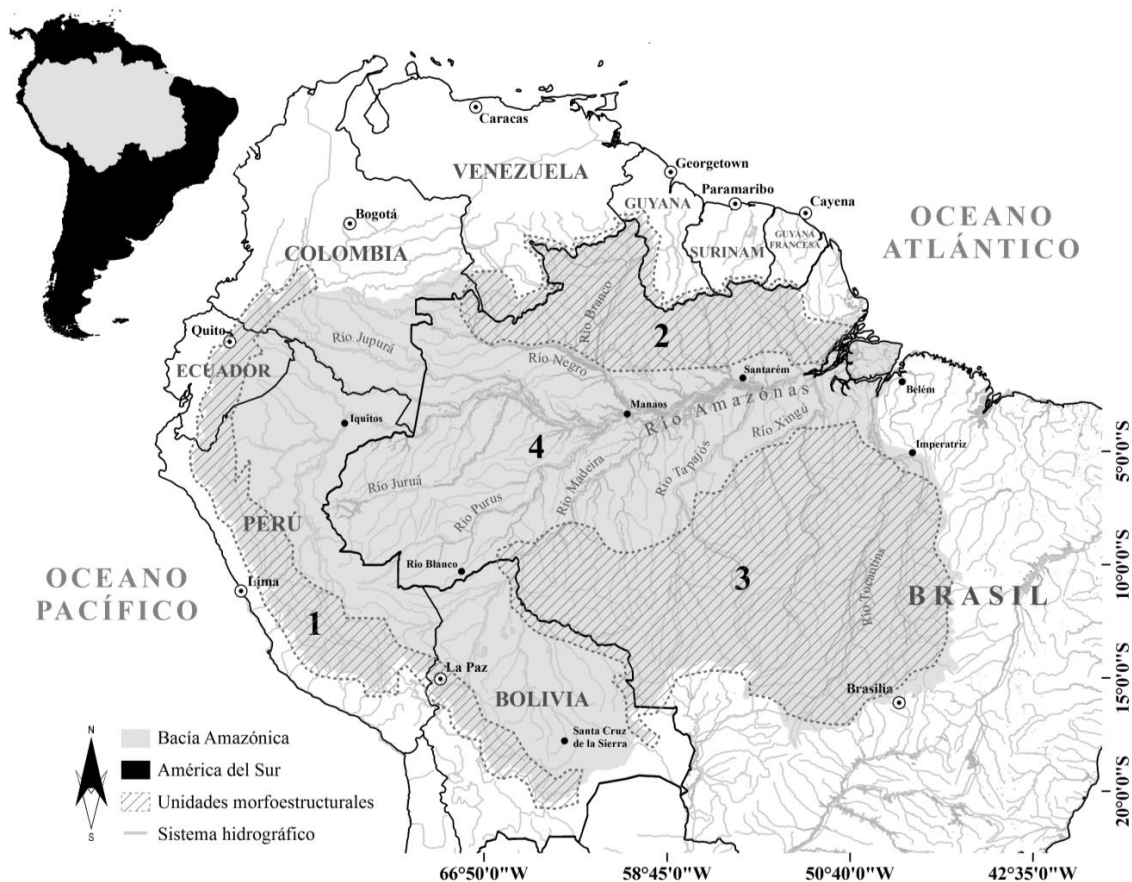


Figura 1: Límites físicos políticos, principales componentes hidrográficos y unidades morfo-estructurales de la cuenca Amazónica (1- Cadena Andina; 2- Escudo de las Guyanas; 3- Escudo Brasileño y 4- Planicie fluvial).

Especies incorporadas

Las especies incorporadas, tanto las de ríos como las de arroyos, se caracterizan por ser de fácil identificación taxonómica, poseer elevada abundancia y tener una amplia distribución espacial dentro de las bacías. Las 4 especies de río seleccionadas son carnívoras: (1) *Ageneiosus inermis* (Siluriformes: Auchenipteridae) es una especie pelágica que posee preferencia por ríos con corrientes no demasiado fuertes (de Mérona et al., 2001). (2) *Acestrorhynchus falcatus* (Acestrorhynchidae: Characiformes) es una especie bentopelágica con selectividad por ríos de flujo moderado (Planquette et al., 1996). (3) *Pygocentrus nattereri* (Serrasalmididae: Characiformes) pertenece al dominio pelágico es una especie que está asociada a ríos con elevada productividad primaria (Sazima y Machado, 1990). (4) *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae: Perciformes) son organismos bentopelágicos que ocupan diversos biotopos dentro del ecosistema (Boujard et al., 1997). De las especies de arroyos: (5) *Crenuchus spilurus* (Crenuchidae: Characiformes), son organismos pelágicos, micro-carnívoros, solitarios y territoriales

(Riehl y Baensch, 1991). (6) *Helogenes marmoratus* (Cetopsidae: Siluriformes) es una especie carnívora, demersal ampliamente distribuida que selecciona arroyos forestales de aguas claras u oscuras para desarrollar su ciclo de vida (Riehl y Baensch, 1991). (7) *Ituglanis amazonicus* (Trichomycteridae: Siluriformes) es una especie bentopelágica, con preferencia por pequeños ríos forestales, se sospecha ser una especie necrófaga (Le Bail et al., 2000). (8) *Trichomycterus hasemani* (Trichomycteridae: Siluriformes) son organismos bentopelágicos, se sabe poco sobre su ecología.

Obtención, edición y tratamiento de los registros espaciales

De forma compacta y resumida la Figura 2 representa la metodología empleada en esta investigación. Para cada especie se estableció una base de datos general utilizando registros espaciales descargados desde las plataformas virtuales GBIF (Global Biodiversity Information Facility: <http://www.gbif.org/>), speciesLink (<http://splink.cria.org.br/>), FishBase (<http://www.fishbase.org>) y FIP (Freshwater Information Platform: <http://www.freshwaterplatform.eu>).

Los registros geoespaciales fueron explorados visualmente a partir del empleo de herramientas GIS lo que permitió confirmar la distribución geográfica de las especies dentro del área de estudio. Posteriormente se eliminaron aquellas georreferencias no contempladas dentro del área de estudio, para esto fue utilizado como máscara de corte un archivo raster que combinaba las extensiones geográficas de las bacías Amazonas y Tocantins. Por último, utilizando los paquetes raster, sp, maptools y rgdal del software R fueron eliminados todos aquellos datos espaciales con registros repetidos, nulos o que se encontraban fuera del área de estudio (Pebesma y Bivand, 2005; Hijmans, 2016; Bivand et al., 2017; R Development Core Team, 2012) (Figura 2).

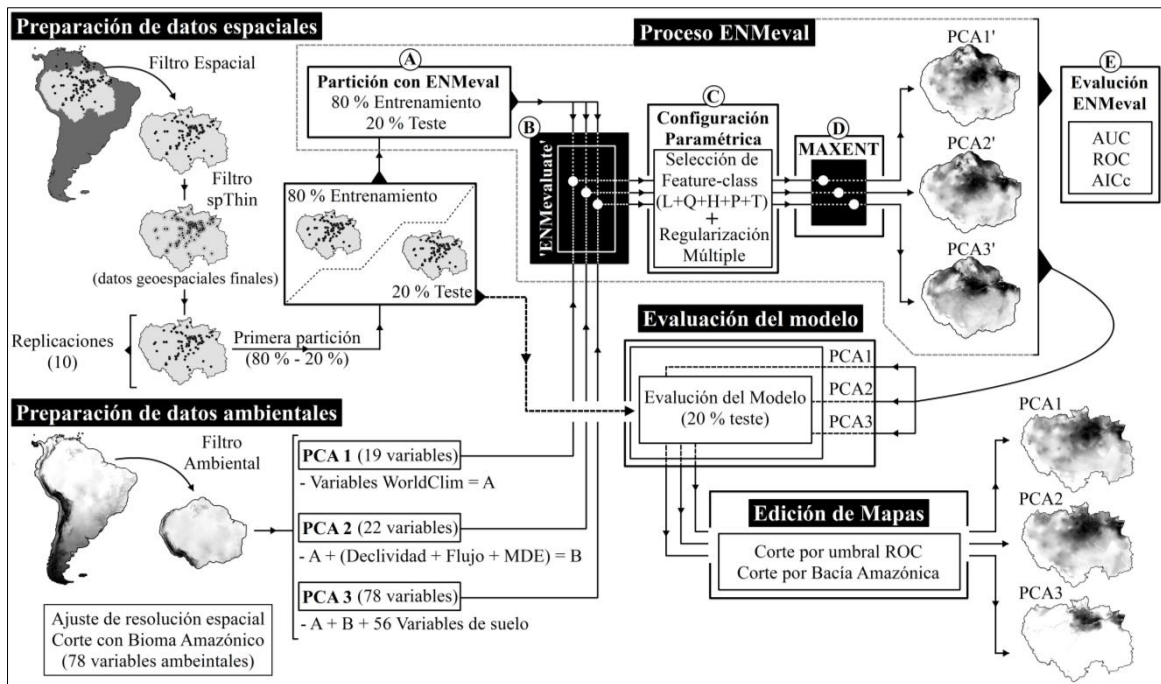


Figura 2: La preparación de datos tanto espaciales como ambientales definen la etapa de pre-modelaje donde son ajustadas las variables predictoras y los registros geoespaciales. Durante el proceso ENMeval son configurados los parámetros de MaxEnt (RM y feature-class). Por último, la evaluación del modelo (externo a ENMeval) permite la generación de las matrices de adecuabilidad ambiental para las especies.

Las distribuciones espaciales de las georreferencias incorporadas mostraron patrones de congregación espacial que podrían generar interferencias sobre la predicción final de la señal de nicho, por ejemplo: generando sobre-representación de las condiciones ambientales asociadas a registros con mayor esfuerzo de muestreo (Anderson y Gonzalez, 2011). Estos sesgos de muestreo incrementan la auto-correlación espacial de los registros, por este motivo fue calculado el índice de Morán para verificar la posible auto-correlación espacial de las georreferencias espaciales agrupadas en clusters geográficos (Boria et al., 2014). El primer paso fue la creación de grillas extendidas (computando 10000 puntos aleatorios) a partir de los registros de presencia de las especies, aplicando para esto la función 'expand.grid' desde R (Chambers y Hastie, 1992). El segundo paso fue generar matrices de distancia (para cada especie) empleando desde R la función 'lets.dismat' del paquete letsR (Vilela y Villalobos, 2015). Por último, dentro del mismo paquete, fue utilizada la función 'lets.correl' para generar los correlogramas de cada conjunto de datos. Destacar que las clases de

distancia para cada conjunto de datos fueron computadas utilizando la regla de Sturge [número de clases= $1+(3,3219*\log_{10}n)$ siendo n el número de pares de distancia].

Para evitar posibles sesgos espaciales, los registros que presentaron auto-correlación espacial (valores de índice de Morán mayores a 0,2 y -0,2) fueron sometidos a la función de atenuación espacial ‘thin’ dentro del paquete spThin del software R (Aiello-Lammens et al., 2015). La función de atenuación espacial ‘thin’ permite eliminar información redundante dentro del sistema mejorando la calibración y rendimiento de MaxEnt (Varela et al., 2014; Aiello-Lammens et al., 2015) (Figura 2). Teniendo en consideración la resolución espacial de las variables predictoras, la heterogeneidad ambiental del área de estudio y el esfuerzo de colecta de los registros espaciales se escogió utilizar 5 km como valor de NND (Nearest Neighbor Distance) y un total de 100 repeticiones para cada conjunto de datos (ver Boria et al., 2014). La función de atenuación espacial ‘thin’ se aplicó a seis especies cuyos registros espaciales poseían valores de índice de Moran mayores a -0,2 y 0,2. Esta técnica de atenuación fue complementada a partir del diseño y configuración del algoritmo: incorporar los predictores ambientales con resolución espacial de 2,5 minutos de arco aumenta la capacidad de descripción de la extensa área de estudio.

A partir de las bases de datos de cada especie y utilizando el software R fueron generados 10 sub-conjuntos aleatorios que posteriormente se dividieron en 80 % entrenamiento y 20 % datos de teste, estos últimos sirvieron para evaluar el poder predictivo del modelo (Figura 2). Esto permite incrementar la estadística del proceso de modelado debido a que las respuestas de salida en cada ciclo de modelaje son independientes una de otras.

Variables ambientales y climáticas

Los diferentes factores ecológicos determinísticos y estocásticos que estructuran las comunidades acuáticas de la bacía Amazonas-Tocantins fueron seleccionados de acuerdo a su potencial de acción dentro del sistema hidrológico (Anexo A). Para caracterizar las variaciones geomorfológicas y físico-químicas del suelo fueron incorporadas las siguientes variables: densidad aparente de tierra fina (kg/m^3), contenido de arcilla (%), fragmentos gruesos (%), contenido de sedimentos (%), contenido de arena (%), capacidad de intercambio catiónico (cmolc/kg), contenido de carbón orgánico (g/kg), pH en agua y pH en cloruro de potasio. Estas variables fueron incorporadas desde SoilGrid (Fundación ISRIC: www.soilgrids.org). SoilGrid ofrece

para cada conjunto de variables siete mediciones correspondientes a diferentes profundidades (desde 0 hasta 2 metros de profundidad).

La caracterización climática fue establecida a partir del empleo de 19 variables predictoras incorporadas desde WorldClim con 2,5 minutos de arco de resolución espacial (www.worldclim.org, Hijmans et al., 2005). Estas variables permiten representar las variaciones anuales del clima en los períodos hidrológicos de la región. En relación al relieve, la bacía Amazónica-Tocantins está implantada en una región extremadamente aplanada, con planicies fluviales y fluvio-marinas conservando algunos relieves residuales (Salati y Vose, 1984). Se ha comprobado que la incorporación de variables topográficas derivadas de imágenes satelitales permite la obtención de modelos con mayor ajuste espacial (Zimmermann et al., 2007). Por este motivo, para la representación topográfica se utilizó un modelo de elevación digital con resolución espacial de 1 km obtenido a partir de la plataforma HYDRO 1K de la U.S Geological Survey (GT30H1KSA: www.usgs.gov). Para complementar los datos topográficos se utilizó un modelo de declividad con resolución espacial de 2,5 minutos de arco obtenido a partir de AMBDATA (<http://www.dpi.inpe.br/Ambdata>). Finalmente, la hidrografía regional fue representada a partir del flujo acumulado, variable incorporada con 2,5 minutos de arco de resolución espacial, estos datos fueron obtenidos desde el Instituto Nacional de Pesquisa Espacial (INPE: <http://www.dpi.inpe.br>) de Brasil.

El primer procesamiento realizado con las variables predictoras fue el de estandarizar la distribución de valores entre células contiguas de los raster empleados (Figura 2). Para esto se ajustó la resolución espacial a 2,5 minutos de arco a partir del empleo de un script específico del software R utilizando los paquetes raster, rgdal y maps (R Development Core Team, 2012). El ajuste de la resolución espacial fue realizado a 2,5 minutos de arco evitando el compromiso existente entre resolución espacial y capacidad de cómputo (Guisan et al., 2007).

Posteriormente, utilizando el mismo software se efectuó la delimitación geográfica de los raster empleando una máscara de corte de 2,5 minutos de arco de resolución espacial con la extensión espacial de las bacías Amazonas-Tocantins (Figura 2). Para esto se utilizaron desde el software R los paquetes raster y SDMTools (VanDerWal et al., 2015). En total fueron incorporadas, ajustadas y cortadas 78 variables predictoras (Anexo A) que posteriormente se agruparon en tres sub-conjuntos

para representar diferentes atributos ambientales, topográficos y físico-químicos de las bacías Amazonas-Tocantins (Figura 2).

De esta manera, el primer tratamiento fue establecido con 19 variables ambientales obtenidas desde WorldClim (aquí llamado PCA1), el segundo fue definido por estas mismas variables complementadas por flujo acumulado, declividad y un modelo de elevación digital (PCA2). El último tratamiento fue configurado con todas estas variables previamente incorporadas más 56 variables edáficas (PCA3). Con cada uno de los tratamientos descritos anteriormente se realizó de forma individual un Análisis de Componentes Principales (PCA) que permitió disminuir la multicolinealidad existente entre las variables ambientales predictoras, evitando de esta manera el sobreajuste del modelo y atenuando los posibles sesgos ambientales (Phillips et al., 2009). Para evitar outliers los datos fueron previamente estandarizados, o sea, cada valor observado fue sustraído del valor de media y dividido por la desviación estándar. De esta forma el valor de media siempre fue igual a 0 y el desvío estándar igual a ± 1 para todas las variables incorporadas.

Selección y ajuste paramétrico del modelo

Fue empleado el software MaxEnt versión 3.3.3k debido a su alto desempeño (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). MaxEnt es un software de inteligencia artificial que en su *modus operandi* emplea el algoritmo matemático “sequential update” para computar la adecuabilidad ambiental de registros espaciales. Para esto compara variables ambientales de píxeles que poseen registros de presencia, con variables ambientales de píxeles de fondo donde la presencia no es conocida (Hijmans et al., 2012). La configuración de MaxEnt no debería ser un procedimiento arbitrario ya que cada parámetro representa y responde de forma diferencial frente a las combinaciones de variables incorporadas en el sistema, potenciando o no la capacidad de representación presencia-entorno de los modelos generados. Según Townsend-Peterson et al. (2007) la transferibilidad de los MDE se ve comprometida por la alta cantidad de registros espaciales incorporados, por éste motivo, para garantizar la convergencia del modelo y mejorar su rendimiento MaxEnt fue configurado utilizando desde R el paquete ENMeval (Ecological Niche Models-evaluation) creado por Muscarella et al. (2014). ENMeval facilita la calibración y evaluación de los datos de entrada

permitiendo generar modelos con mayor poder de explicación y representación espacial (Muscarella et al., 2014).

Estructura del modelo, calibración y modelaje

ENMeval requiere de datos geoespaciales de fondo, para esto desde R y utilizando la función ‘randomPoints’ (Hijmans et al., 2017) fueron generados para cada subconjunto de datos 10000 puntos aleatorios que excluían los registros espaciales conocidos. La función ‘ENMevaluate’ incorpora en su algoritmo cada replica independientemente y la divide nuevamente en 80 % entrenamiento y 20 % teste (Figura 2A). Finalmente, cada subconjunto de entrenamiento y sus respectivos datos de fondo fueron incorporados a la función ‘ENMevaluate’ y combinados uno a uno con las variables ambientales y físicas caracterizadas por los PCAs descriptos anteriormente (Figura 2B). Para configurar MaxEnt utilizamos los datos paramétricos de RM (Regularization Multiplier) y las features classes que definen el ajuste del algoritmo (Figura 2C).

Los resultados de cada ejecución de MaxEnt no son determinísticos para esto ENMeval evalúa el rendimiento del modelo a partir de seis métricas diferentes de las cuales se escogieron las métricas AICc (Akaike Information Criterion), OR (Omission Rate) y AUC (Area Under Curve) (Figura 2E). La función ‘ENMevaluate’ permitió obtener las configuraciones paramétricas de MaxEnt para las 240 réplicas incorporadas en los tres tratamientos. Los valores de Regularization Multiplier y las features classes del modelo para cada subconjunto de entrenamiento fueron escogidas a partir de un filtro utilizando los valores nulos de deltaAICc (ver Muscarella et al., 2014). Los valores de AUC obtenidos en los modelos representaron nuestra medida del rendimiento del modelo. Éste índice umbral-independiente permite discriminar entre la omisión de áreas con registros y la sobre posición de áreas no ocupadas (Elith et al., 2006).

Siguiendo Liu et al. (2005) las matrices de adecuación ambiental obtenidas para cada especie fueron cortadas a partir del umbral ROC (Receiver Operating Characteristic: Fielding y Bell, 1997) permitiendo determinar los rangos espaciales de distribución a partir del equilibrio entre los posibles errores de omisión y comisión (Figura 2).

RESULTADOS

Registros espaciales, predictores y auto-correlación espacial

Después de ser aplicada la función de atenuación espacial ‘thin’ la cantidad de registros espaciales disminuyó significativamente para todas las especies, resaltando que la función no fue aplicada para las especies *A. falcatus* y *A. inermis* ya que sus datos registraron baja autocorrelación espacial (Tabla 1).

Tabla 1: Cantidad de registros espaciales extraídos para cada especie desde diferentes plataformas virtuales. Valores asociados a datos originales (ya filtrados) y datos finales después de ser aplicada la función ‘thin’.

Hábitats	Especies	N _(original)	N _(spThin)
Ríos	<i>P. squamosissimus</i>	508	371
	<i>A. falcatus</i>	427	-
	<i>P. nattereri</i>	405	278
	<i>A. inermis</i>	98	-
Arroyos	<i>C. spilurus</i>	265	186
	<i>I. amazonicus</i>	151	105
	<i>T. hasemani</i>	184	110
	<i>H. marmoratus</i>	471	169

En la Figura 3 están representados los mapas con las distribuciones de los registros espaciales de las especies de arroyos y ríos con sus correspondientes correlogramas antes y después de ser aplicada la función de atenuación espacial ‘thin’. La auto-correlación espacial de los registros no fue eliminada de las bases de datos, sin embargo, con la función ‘thin’ conseguimos disminuir su fuerza de acción sobre los registros espaciales reduciendo el sobreajuste de los modelos. Particularmente, los correlogramas mostraron fuerte correlación espacial para los registros de las especies de arroyos, con valores de índice de Moran de hasta 0.6 para el caso de la especie *H. marmoratus* (Figura 3c). Para las especies asociadas a ríos la correlación espacial fue mucho menor, siendo mínima para las especies *A. falcatus* y *A. inermis* (Figura 3f y 3h).

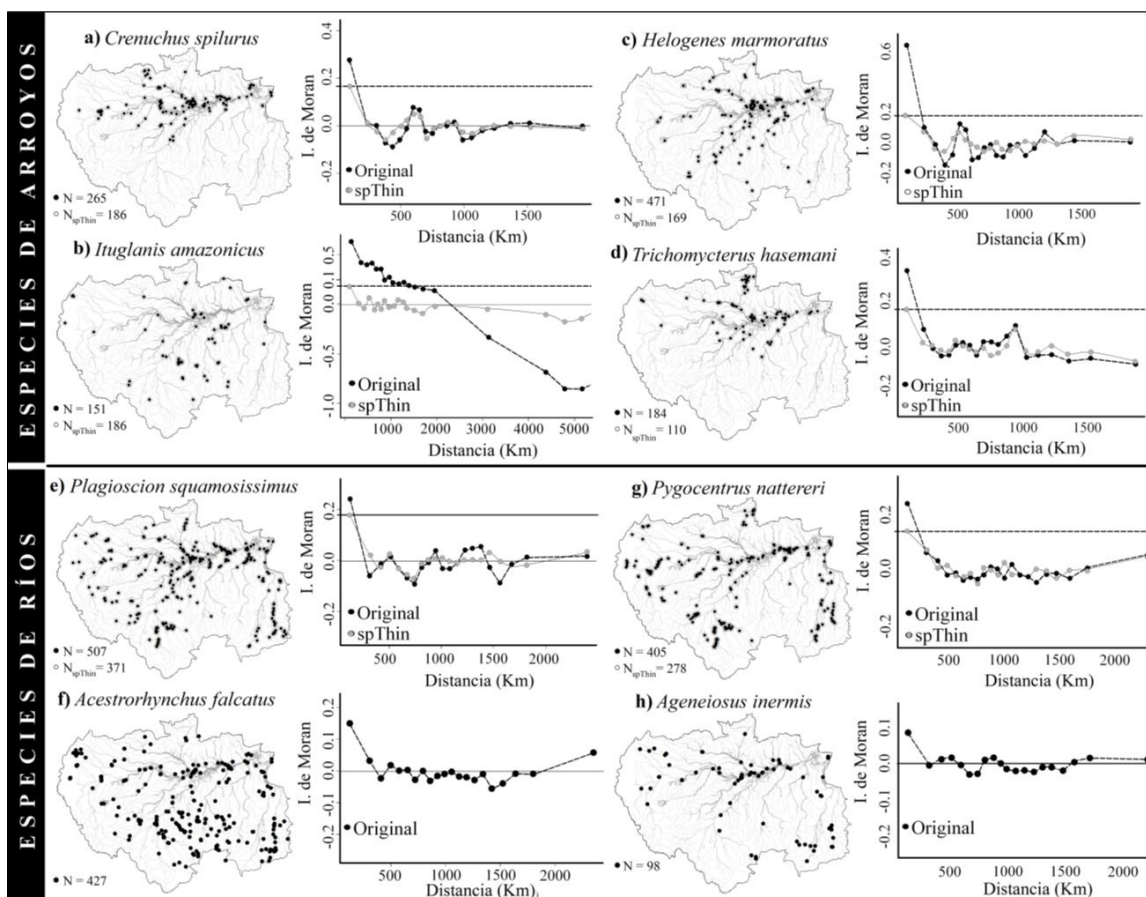


Figura 3: Registros espaciales de las especies antes (●) y después (○) de ser aplicada la función de atenuación espacial ‘thin’. En los correlogramas se pueden observar los resultados de correlación espacial antes y después de aplicada la función ‘thin’.

En relación a la dimensionalidad del modelo, esta fue caracterizada por los PCAs obtenidos para cada tratamiento a partir de los predictores ambientales. Fueron considerados sólo los ocho primeros ejes que representaron 99,1% (PCA1), 97,2% (PCA2) y 90% (PCA3) de la variación total en relación a las variables ambientales originales.

Evaluación de los modelos

Los valores de media de AUC de los modelos obtenidos para especies asociadas a ríos y arroyos fueron diferentes estadísticamente ($F_{1,78} = 25,233$; $p < 0,01$). Siguiendo a Hosmer y Lemeshow (2013), todos los modelos obtenidos fueron buenos con medias de AUC de 0,77 para especies asociadas a ríos y medias de 0,85 para especies de arroyos, mostrando mayor poder predictivo para las especies asociadas a arroyos (Figura 4).

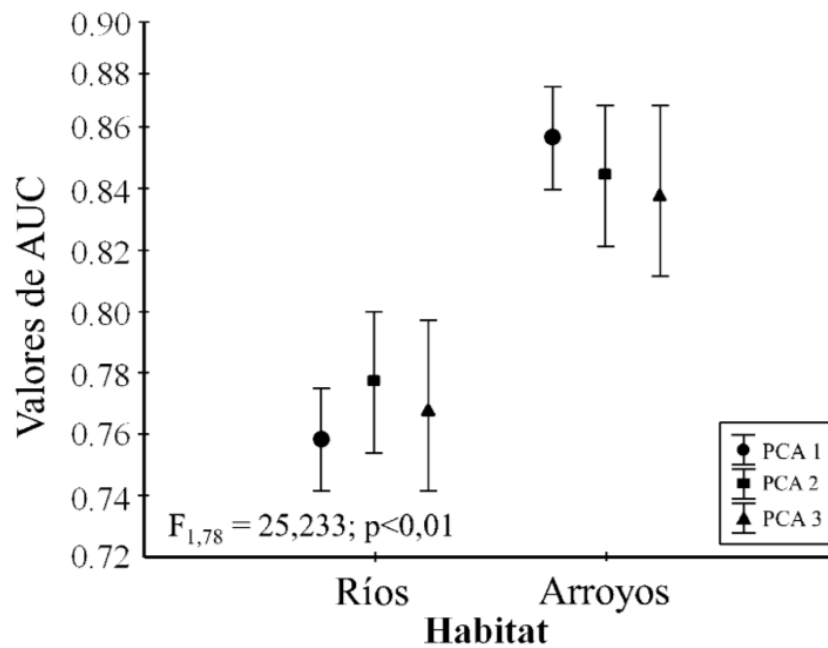


Figura 4: Los valores de media de AUC no mostraron diferencias frente a los diferentes tratamientos incorporados, sin embargo el poder predictivo de MaxEnt fue en media mayor para las especies asociadas a arroyos (valores de medias con 95% de intervalo de confianza).

Los tamaños de distribución potencial fueron diferentes entre las especies asociadas a ríos y arroyos ($F_{2,156} = 14,988$; $p < 0,01$). Para las especies de ríos, estos tamaños fueron diferentes en los tres conjuntos de variables incorporadas. Así, los mayores tamaños se asociaron al PCA1 (variables exclusivamente climáticas) siendo estadísticamente diferente de los tratamientos PCA2 y PCA3 (Figura 5). Para el caso de especies de arroyo los tamaños de distribución potencial fueron menores y no existieron diferencias estadísticas entre los tres tratamientos incorporados.

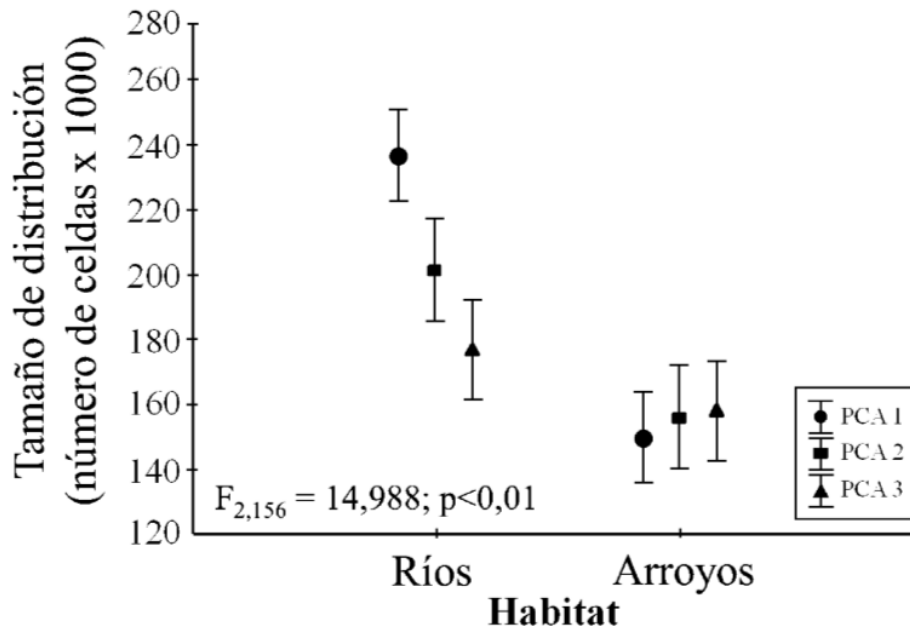


Figura 5: Tamaños de distribución potencial para especies de ríos y arroyos con mayores valores asociadas a las especies de ríos, mostrando diferencias en los tres tratamientos incorporados (valores de medias con 95% de intervalo de confianza).

Modelos obtenidos, matrices de adecuabilidad ambiental

Los registros espaciales de las especies asociadas a ríos se encuentran ampliamente distribuidos en casi toda la extensión del área de estudio, mientras que los registros de las especies de arroyos poseen distribuciones espaciales más restrictas. Estas distribuciones condicionaron los resultados predictivos de los modelos obtenidos mostrando diferencias espaciales en la adecuabilidad ambiental de cada especie en cada tratamiento (Figura 6).

Los valores de adecuabilidad tanto para especies de ríos como para las especies asociadas a arroyos fueron mucho más restrictas espacialmente frente los tratamientos PCA2 y PCA3. Estos dos tratamientos tienen incorporadas variables hidrológicas, topográficas y edáficas que actúan como filtros para resaltar atributos ambientales de ecosistemas acuáticos. Al contrario, para el caso del tratamiento PCA1 donde sus variables son netamente ambientales, las distribuciones espaciales fueron mucho más amplias espacialmente para ambos conjuntos de especies. Cuando comparamos los resultados obtenidos para los datos exclusivos climáticos (PCA1) con los resultados de los tratamientos PCA2 y PCA3 podemos observar que el grado de precisión espacial y el sobreajuste del modelo aumentan tanto en especies de ríos como de arroyos.

Las especies de ríos presentaron valores de adecuabilidad ambiental con amplitudes espaciales que abarcaron más del 90% del total del área de estudio. De esta manera, la especie *A. inermis* mostró sus máximos valores de adecuabilidad ambiental asociados a las bacías de los ríos Amazonas, Caquetá-Japurá, Madeira, Tapajós y el estuario amazónico. Para las especies *P. nattereri* y *P. squamosissimus* las distribuciones fueron similares, destacándose las bacías de los ríos Marañón, Napo, Putumayo-Içá, Amazonas, Purus, Madeira, Negro, Branco, Trombetas, Madeira, Tocantins y el estuario amazónico. Por último, la especie *A. falcatus* mostro amplia distribución espacial con valores de adecuabilidad ambiental asociados a las bacías de los ríos Marañón, Ucayali, Amazonas, Putumayo-Içá, Caquetá-Japurá, Juruá, Purus, Madeira, Negro, Branco, Tapajós, Xingú y Tocantins (Figura 6).

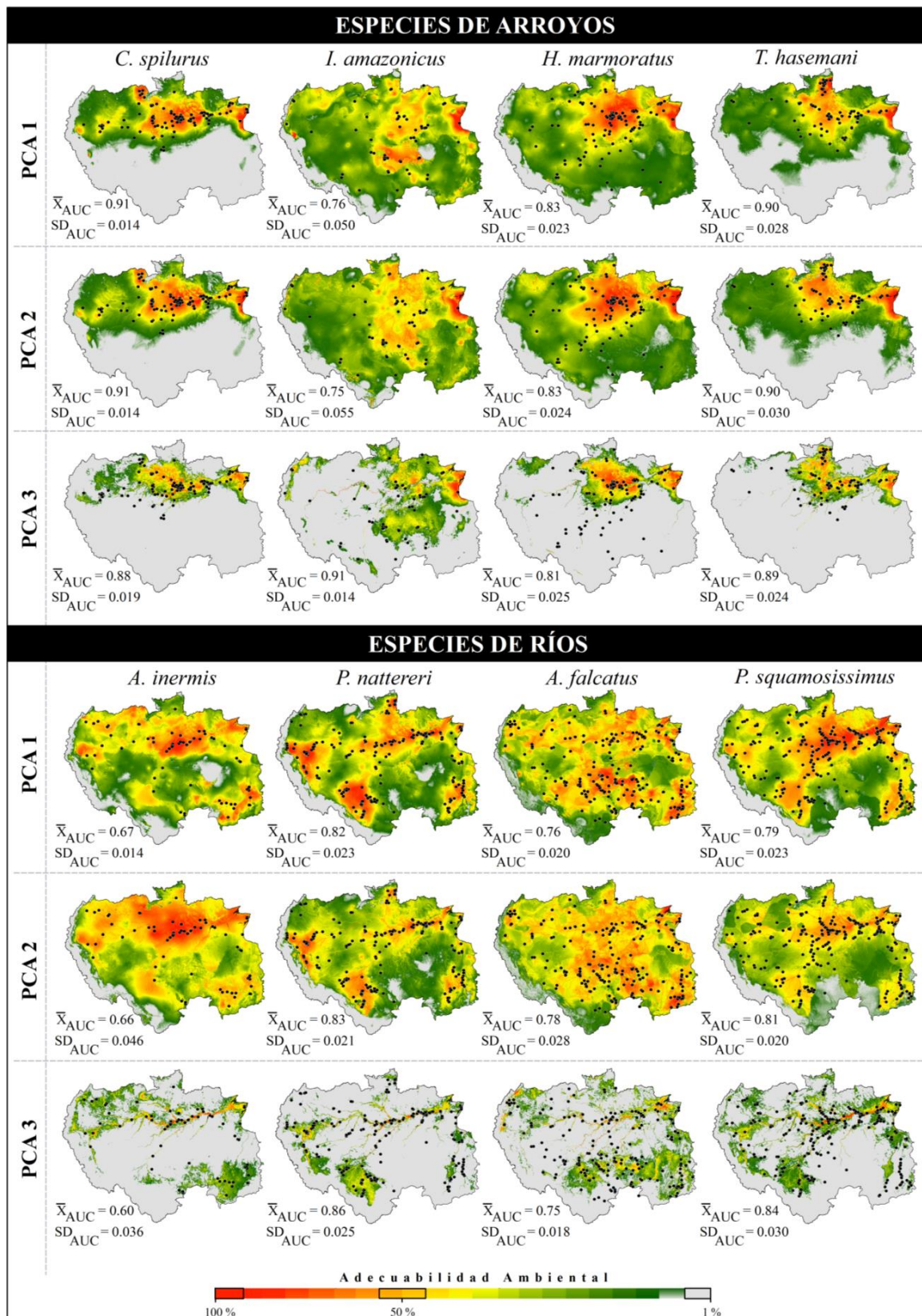


Figura 6: Las matrices fueron cortadas a partir del umbral ROC, los valores de media y desviación estándar de AUC mostraron pocas diferencias entre los tratamientos y dentro de cada grupo (ríos vs. arroyos).

En el caso de las especies de arroyo de *C. spilurus* y *T. hasemani* presentaron respuestas espaciales semejantes: distribuciones restrictas a las bacías hidrográficas de los ríos Madeira, Tocantins, Purus, Tapajós y Javari. Por otra parte, las especies *I. amazonicus* y *H. marmoratus* presentaron mayores valores de adecuabilidad ambiental asociados a las bacías de los ríos Negro, Branco, Xingu, Tapajós, Madeira, Purus, Juruá, Putumayo-Içá, Amazonas y el estuario amazónico (Figura 6).

DISCUSIÓN

Variables predictoras y poder de representación

En esta investigación evidenciamos que para la caracterización abiótica del sistema acuático Amazonas-Tocantins la estructura de los MDE debe incorporar en su estructura variables predictoras climáticas, hidrológicas y edáficas, independientemente de que las especies focos sean de ríos o arroyos. El hecho de incorporar en los modelos predictivos variables que caractericen los gradientes ambientales y la estructura física del ecosistema no sólo aumenta la capacidad de representación de los MDE sino que también permiten disminuir los posibles errores de tipo 1, potenciando las estimaciones de los modelos (Werkowska et al., 2016).

Al tratarse de un clima tropical ecuatorial y húmedo, las variables exclusivas climáticas incorporadas en el PCA1 están prácticamente representadas por la altitud y las fluctuaciones espacio-temporales pluviométricas, ya que en media (y considerando la gran extensión del área) no se evidencian grandes fluctuaciones térmicas (Sioli, 1975). En el caso del PCA2 la declividad y el flujo acumulado se acoplaron a la altitud y al régimen pluviométrico del PCA1 aumentando la capacidad descriptiva del ambiente acuático. El PCA3 es el sistema dimensional más complejo en el cual clima, declividad y flujo acumulado se combinan con variables edáficas permitiendo excluir cuerpos de agua que no fueron contemplados debido a la resolución espacial incorporada en los predictores. Esto refinó substancialmente los resultados con la consecuente dificultad del modelo para generar sobreestimaciones espaciales. Una posible justificación frente al sobreajuste espacial de los modelos en el PCA3 puede argumentarse por la cantidad de variables incorporadas y la complejidad dimensional del sistema. A pesar de no existir actualmente un consenso en relación al límite de variables a ser incorporadas dentro del algoritmo predictivo, se conoce que la dimensionalidad afecta directamente el poder predictivo de los MDE (Peterson 2011;

Werkowska et al., 2016). Sin embargo, en esta investigación podemos evidenciar que, tanto para especies de ríos como para especies de arroyos, la complejidad dimensional del sistema no afectó el poder predictivo de los modelos.

Ambos conjuntos de especies se encuentran fuertemente condicionados por la configuración ambiental y física de los hábitats, sin embargo, sus respuestas son independientes de acuerdo con los umbrales de tolerancia fisiológica y con la percepción de los hábitats (Mendonça et al., 2005; Stewart-Koster et al., 2013). Por éste motivo, las variables abióticas incorporadas representaron de forma continua la heterogeneidad jerárquica, espacial y temporal que configura ambientalmente el ecosistema acuático amazónico. Las influencias de estas variables sobre los padrones de distribución potencial fueron diferentes para las especies de ríos y arroyos. Las variables predictoras exclusivamente climáticas (PCA1) consiguieron caracterizar espacialmente la variación anual de temperatura y pluviosidad que define la configuración ambiental estacional de la región. Frente a estos datos las especies asociadas a ríos respondieron con mayor fuerza mostrando amplios tamaños de distribución. Por otro lado, diferentes variables locales afectan la ictiología de la región amazónica condicionando diferentes atributos ecológicos, entre ellos los padrones de distribución espacial (Mendonça et al., 2005). Cuando fueron combinadas las variables ambientales con las variables de declividad, hidrología y suelo (PCA2 y PCA3) los tamaños de distribución tanto para especies de ríos como para especies de arroyos disminuyeron. Esto corrobora la dependencia espacial de la ictiofauna a variables ambientales que definen y caracterizan la dinámica de los ecosistemas acuáticos.

Configuración de MaxEnt

Trabajos recientes evidencian que la configuración predeterminada de MaxEnt no permite obtener modelos de alto rendimiento: a pesar de que este ajuste paramétrico surge de un extenso estudio empírico de sintonización sus representaciones probabilísticas de adecuabilidad ambiental están fuertemente condicionadas por los parámetros seleccionados y la calidad de los datos de entrada (Phillips y Dudík, 2011; Shcheglovitova y Anderson, 2013; Radosavljevic y Anderson, 2014). La falta de precisión espacial asociada a las respuestas de los modelos predictivos no sólo son un desafío para especies terrestres sino también para especies acuáticas: la incorporación de variables que puedan condicionar la presencia de las especies consiguen incrementar

los resultados predictivos no sólo a nivel visual sino también en términos estadísticos (Zimmermann et al., 2007). En este sentido, la función ‘ENMevaluate’ en conjunto con la inclusión de variables topográficas, hidrológicas y edáficas permitió potenciar los resultados predictivos de MaxEnt: a partir del PCA2 y PCA3 fueron generados mapas que refinaron espacialmente los resultados de adecuabilidad ambiental tanto de especies de ríos como de especies de arroyo.

Peces de ríos y arroyos: modelos predictivos y perspectivas

La distribución espacial de los registros incorporados mostró padrones diferenciales para las especies de ríos y arroyos. Por ejemplo, el tamaño de adecuabilidad ambiental de las especies de arroyo fue mucho más restricto espacialmente que el de las especies asociadas a grandes ríos. La precisión espacial para éste conjunto aún es baja y uno de los motivos es que muchos de los arroyos donde fueron muestreadas las especies perdieron representación espacial debido a que la resolución considerada en el trabajo fue mayor que el tamaño de los arroyos incorporados. Siguiendo la teoría de percepción de hábitats de MacArthur y Levins (1964) las especies de ríos, caracterizadas por ser por lo general de gran tamaño, pueden percibir el entorno como “granos finos” donde sus amplios rangos de tolerancia ambiental les permiten poseer extensas distribuciones espaciales. De forma opuesta, las especies de arroyos, por lo general de pequeño tamaño, perciben el entorno como “granos gruesos” donde sus menores umbrales de tolerancia ambiental condicionan sus distribuciones espaciales (MacArthur y Levins, 1964).

Dentro del conjunto de especies de arroyo, *I. amazonicus* y *H. marmoratus* mostraron tamaños de adecuabilidad ambiental reducidos, aún con registros espaciales ampliamente distribuidos dentro del área de estudio. A pesar de la similitud ambiental proyectada por el modelo, esta baja representatividad puede estar condicionada por atributos ambientales o físicos de escala local (Jiménez-Valverde et al., 2008). De forma opuesta, los modelos obtenidos para la especie *T. hasemani* seleccionaron adecuabilidad ambiental dentro de la bacía hidrográfica del Rio Tocantins sin tener ningún registro espacial en el área. Estas representaciones espaciales no sólo son el reflejo de la capacidad de ajuste del modelo para cada conjunto de datos, sino también un *proxy* de lo que puede considerarse como selección ambiental de los nichos cenopoéticos de las especies (Hortal et al., 2015). Como dato complementario, las especies *C. spilurus* e *I.*

amazonicus mostraron amplios umbrales de tolerancia frente a condiciones ambientales e hidrogeomorfológicas con fluctuaciones espaciales que fueron desde altitudes menores a 100 msnm (metros sobre el nivel del mar) asociadas a cuerpos de agua del estuario amazónico hasta altitudes de 3000 msnm en la zona andina.

Como ya fue señalado en diferentes investigaciones, conjuntos de especies de peces diferentes coexisten en hábitats similares (Hill y Grossman, 1993; Saint-Paul et al., 2000). Para el caso particular de los tipos de aguas, las matrices de adecuabilidad obtenidas muestran superposiciones espaciales tanto entre los grupos de especies de ríos y arroyos, como dentro de cada grupo. Por ejemplo, segundo Barthem et al. (2017) la bacía hidrográfica del Rio Negro (agua de tipo negra: pH < 4,5) presentó elevados valores de adecuabilidad ambiental para las ocho especies incorporadas, éste padrón se repitió para el caso de la bacía hidrográfica del Rio Trombetas (agua de tipo clara: pH ≤ 5,12) y para el caso de la bacía del Rio Madeira (agua de tipo blanca: pH < 5,85). A pesar del contraste físico-químico existente entre la bacía del Rio Amazonas y la bacía del Rio Negro, en ambas bacías hidrográficas las especies de ríos y arroyos mostraron elevados valores de adecuabilidad ambiental siendo un indicativo de la flexibilidad ecológica de las especies incorporadas.

Para el caso particular de las especies asociadas a grandes ríos los valores de adecuabilidad ambiental fueron altos en ríos de aguas claras como los ríos Trombetas, Branco y Purus. Coincidiendo con Sazima y Machado (1990), la especie *P. nattereri* mostró elevados valores de adecuabilidad espacial asociados a extensas bacías hidrográficas donde la producción primaria es elevada. Los mayores tamaños de distribución potencial de las especies de ríos también pueden estar justificados por la plasticidad de las especies: amplia tolerancia a la dinámica ambiental y la baja especificidad de hábitats. De hecho, la plasticidad y capacidad adaptativa de *P. squamosissimus* (Boujard et al., 1997) fue fiel reflejo de los modelos obtenidos para la especie: se distribuyó desde altitudes menores a 100 metros en el estuario amazónico hasta las alturas andinas de la bacía hidrográfica del Rio Marañón. También, estos amplios tamaños de distribución potencial pueden argumentarse por la incapacidad de los modelos de grandes escala para representar la dinámica de ecosistemas de arroyos. O por la abundancia de registros debido a la facilidad de colecta dentro de grandes ríos con fácil acceso.

En relación a las especies de arroyo los valores de adecuabilidad ambiental fueron altos para aquellas especies asociadas a ríos de agua clara como las bacías hidrográficas del Rio Xingu y Tocantins. Particularmente, en la especie *C. spilurus* los valores de adecuabilidad ambiental incluyeron a las bacías hidrográficas Ucayali y Maraón las cuales poseen variaciones altitudinales que van de 100 hasta más de 3000 metros con una distancia aproximada al Amazonas de 5788 km., sugiriendo cierta flexibilidad por parte de la especie.

Los elevados valores de adecuabilidad ambiental asociados a los grandes ríos pueden responder a que hábitats profundos proporcionan mayor estabilidad atenuando las fluctuaciones hidrogeomorfológicas (Schlosser, 1982). De hecho, coincidiendo con Guillian y colaboradores (1993) los tamaños de las distribuciones espaciales de las ocho especies incorporadas en el trabajo fueron inversamente proporcionales a la altitud y directamente proporcionales al tamaño de cada bacía hidrográfica y a sus distancias del canal principal. Otro factor a considerar es la heterogeneidad de hábitats dentro de la red hidrográfica Amazonas-Tocantins: en las desembocaduras de los ríos existe un incremento en la heterogeneidad de hábitats (Bistoni et al., 1999). En los modelos obtenidos éste patrón espacial pudo verse reflejado tanto en las especies de ríos como de arroyos donde los valores de adecuabilidad espacial fueron elevados en las convergencias de tributarios andinos a sus canales principales (ej.: Madre de Dios, Beni y Mamoré hacia Río Madera) y también desde las grandes bacías hacia el eje amazónico (ej.: Rio Negro desembocando en el rio Amazonas). Finalmente, otro patrón espacial compartido por especies de ríos y arroyos son sus amplias distribuciones dentro de la extensa llanura fluvial. Esta superposición espacial puede argumentarse por que este dinámico ecosistema actúa como una importante área de reproducción, forrajeo y refugio (Mérona y Rankin-de Mérona, 2004; Barthem et al., 2017).

CONCLUSIÓN

Los modelos obtenidos con variables climáticas (PCA1) generaron matrices de adecuabilidad ambiental menos restrictivas espacialmente y con baja precisión espacial tanto para especies de ríos como de arroyos. Estos resultados podrían actuar como análisis exploratorios en la selección de futuras áreas de muestreo donde los esfuerzos de colecta son bajos o donde las áreas aún no fueron exploradas. Por otro lado, las extrapolaciones espaciales generadas a partir de modelos de escalonamiento espacial

son consideradas en la actualidad herramientas potenciales dentro del área de conservación. La elevada precisión espacial y el sobre ajuste de los modelos obtenidos empleando variables climáticas, hidrológicas, topográficas y edáficas (PCA2 y PCA3), permiten restringir espacialmente los requerimientos abióticos específicos de las especies foco. Siendo la ictiofauna considerada como bioindicadora de calidad de los ambientes acuáticos, los resultados obtenidos a partir de estas variables actuarían como herramientas en la planificación de estrategias de conservación para aquellas áreas donde las acciones antrópicas podrían poner en riesgo o vulnerar la ictiofauna regional.

Frente a la amplia extensión del área de trabajo y las fluctuaciones topográficas de la misma, recomendamos que en futuras investigaciones se realicen filtros para determinar las distancias geográficas óptimas para las especies, estableciendo de forma diferencial los valores de corte para el proceso de atenuación espacial. Las variables locales de alta resolución espacial permiten mejores descripciones ecológicas, sin embargo, el esfuerzo y la dificultad logística que demandan el muestreo de las mismas condicionan su regularidad espacial y temporal en grandes extensiones espaciales.

Los predictores exclusivamente climáticos (PCA1) permitieron representar los requisitos ambientales y las amplias distribuciones espaciales de las especies de ríos. Mientras que, la incorporación en el sistema de variables hidrológicas, topográficas y edáficas (PCA3) restringió las distribuciones espaciales tanto de especies de ríos como de arroyos. Por otra parte, evidenciamos que la complejidad dimensional del sistema no afectó a la capacidad de representación espacial de Maxent. Observando que, para el caso de los registros espaciales de especies de arroyos MaxEnt mostró mayor capacidad de representación espacial.

REFERÊNCIAS

Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541-545.

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes, G., Leonardo, J., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728.

Anderson, P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., ... & A Loiselle, B. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129-151.

Anderson, R. P. (2017). When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions?. *Journal of Biogeography*, 44(1), 8-17.

Anderson, R. P., & Gonzalez, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222(15), 2796-2811.

Araújo, N. B., & Tejerina-Garro, F. L. (2009). Influence of environmental variables and anthropogenic perturbations on stream fish assemblages, Upper Paraná River, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7(1), 31-38.

Barthem, R. B., & Fabr e, N. N. (2004). *Biologia e diversidade dos recursos pesqueiros da Amaz nia. A pesca e os recursos pesqueiros na Amaz nia brasileira*, 1, 17-62.

Barthem, R. B., Goulding, M., Leite, R. G., Cañas, C., Forsberg, B., Venticinque, E., ... & Mercado, A. (2017). Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. *Scientific Reports*, 7.

Bistoni, M. A., Hued, A., Videla, M., & Sagretti, L. (1999). Efectos de la calidad del agua sobre las comunidades  cticas de la regi n central de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 325-335.

Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275, 73-77.

Boujard, T. (1997). *Poissons de Guyane: Guide  cologique de l'Approuague et de la r serve des Nouragues*. Editions Quae.

Carlisle, D. M., Falcone, J., Wolock, D. M., Meador, M. R., & Norris, R. H. (2010). Predicting the natural flow regime: models for assessing hydrological alteration in streams. *River Research and Applications*, 26(2), 118-136.

Chambers, J. M., & Hastie, T. J. (1992). Statistical methods in S. Wadsworth & Brooks/Cole, 196-246.

de Mérona, B., Dos Santos, G. M., & De Almeida, R. G. (2001). Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 60(4), 375-392.

Domínguez- Domínguez, O., Martínez-Meyer, E., Zambrano, L., DE, L., & Pérez-Ponce, G. (2006). Using ecological-niche modeling as a conservation tool for freshwater species: live-bearing fishes in central Mexico. *Conservation Biology*, 20(6), 1730-1739.

Domisch, S., Jähnig, S. C., Simaika, J. P., Kuemmerlen, M., & Stoll, S. (2015). Application of species distribution models in stream ecosystems: the challenges of spatial and temporal scale, environmental predictors and species occurrence data. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 186(1-2), 45-61.

Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.

Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental conservation*, 24(1), 38-49.

Filipe, A., D. Markovic, F. Pletterbauer, C. Tisseuil, A. De Wever, S. Schmutz, et al. 2013. Forecasting fish distribution along stream networks: brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. *Divers. Distrib.* 19:1059–1071.

Filizola, N., & Guyot, J. L. (2011). Fluxo de sedimentos em suspensão nos rios da Amazônia. *Revista Brasileira de Geociências*, 41(4), 566-576.

Frederico, R. G., De Marco, P., & Zuanon, J. (2014). Evaluating the use of macroscale variables as proxies for local aquatic variables and to model stream fish distributions. *Freshwater biology*, 59(11), 2303-2314.

Goulding, M., Barthem, R., & Ferreira, E. (2003). *The Smithsonian atlas of the Amazon*.

Guilliam, J.F., D.F. Fraser, M. & Alkins-Koo. 1993. Structure of tropical stream fish community: a role for biotic interactions. *Ecology* 74: 1856-1870.

Guisan, A., Graham, C. H., Elith, J., & Huettmann, F. (2007). Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions*, 13(3), 332-340.

Hertzog, C. (2014). On the utility of structural equation models for developmental research. *Life-Span Devevelopment and Behavior*, 10, 257.

Hijmans, R. J. (2012). Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology*, 93(3), 679-688.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15), 1965-1978.

Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., & Hijmans, M. R. J. (2017). Package ‘dismo’. *Circles*, 9, 1.

Hill, J., & Grossman, G. D. (1993). An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace. *Ecology*, 74(3), 685-698.

Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523-549.

Hortal, J., Roura-Pascual, N., Sanders, N. J., & Rahbek, C. (2010). Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*, 33(1), 51-53.

Hosmer Jr, D. W., Lemeshow, S., & Sturdivant, R. X. (2013). *Applied logistic regression* (Vol. 398). John Wiley & Sons.

Hutchinson, G.E. (1957). Population studies – animal ecology and demography – concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22, 415–427.

Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and distributions*, 14(6), 885-890.

Junk, W. J., P. B. Bayley & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. Pp. 110-127. In: Dodge, D. P. (Ed.). *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publications on Fish Aquatic Science, 106.

Köppen, W. (1936). *Das geographische System der Klimate* (Handbuch der Klimatologie, Bd. 1, Teil C). Apud. Beck, C.

Le Bail, P. Y., Covain, R., Jégu, M., Fisch-Muller, S., Vigouroux, R., & Keith, P. (2012). Updated checklist of the freshwater and estuarine fishes of French Guiana. *Cybium*, 36(1), 293-319.

Liu, C. et al. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. – *Ecography* 28: 385–393.

MacArthur, R., & Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51(6), 1207-1210.

Mendonça, F. P., W. E. Magnusson & J. Zuanon. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 4: 751–764.

Mérona, B. D., & Rankin-de-Mérona, J. (2004). Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2(2), 75-84.

Molinier, M., Ronchail, J., Guyot, J. L., Cochonneau, G., Guimaraes, V., & De Oliveira, E. (2009). Hydrological variability in the Amazon drainage basin and African tropical basins. *Hydrological processes*, 23(22), 3245-3252.

Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205.

Peterson, A. T. (2001). Predicting SPECIES Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor*, 103(3), 599-605.

Peterson, A. T. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)* (No. 49). Princeton University Press.

Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, 10(2), 102-107.

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3), 231-259.

Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological applications*, 19(1), 181-197.

Planquette, P., Keith, P., Le Bail, P. Y., & de la Peche, C. S. (1996). *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane. Tome 1.*

Pliscoff, P., & Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, (48), 61-79.

R Development Core Team (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of biogeography*, 41(4), 629-643.

Riehl, R., & Baensch, H. A. (1991). *Aquarien atlas (Vol. 4)*. Mergus.

Saint-Paul, U., Zuanon, J., Correa, M. A. V., García, M., Fabr e, N. N., Berger, U., & Junk, W. J. (2000). Fish communities in central Amazonian white-and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, 57(3), 235-250.

- Salati, E., & Vose, P. B. (1984). Amazon basin: a system in equilibrium. *Science*, 225, 129-139.
- Sazima, I., & Machado, F. A. (1990). Underwater observations of piranhas in western Brazil. In *Alternative life-history styles of fishes* (pp. 17-31). Springer Netherlands.
- Schlosser, I. J. (1982). Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological monographs*, 52(4), 395-414.
- Shcheglovitova, M., & Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9-17.
- Sioli, H. (1975). Tropical rivers as expressions of their terrestrial environments. In *Tropical Ecological Systems* (pp. 275-288). Springer Berlin Heidelberg.
- Soberón, J. M. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115-1123.
- Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159-167.
- Stewart-Koster, B., Boone, E. L., Kennard, M. J., Sheldon, F., Bunn, S. E., & Olden, J. D. (2013). Incorporating ecological principles into statistical models for the prediction of species distribution and abundance. *Ecography*, 36(3), 342-353.
- Tockner, K., Pusch, M., Borchardt, D., & Lorang, M. S. (2010). Multiple stressors in coupled river–floodplain ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(s1), 135-151.
- Townsend Peterson, A., Papeş, M., & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30(4), 550-560.
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R., & Fernández-González, F. (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37(11), 1084-1091.

Vilela, B., & Villalobos, F. (2015). letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(10), 1229-1234.

Werkowska, W., Márquez, A. L., Real, R., & Acevedo, P. (2016). A practical overview of transferability in species distribution modeling. *Environmental Reviews*, 25(1), 127-133.

Zimmermann, N. E., Edwards, T. C., Moisen, G. G., Frescino, T. S., & Blackard, J. A. (2007). Remote sensing-based predictors improve distribution models of rare, early successional and broadleaf tree species in Utah. *Journal of applied ecology*, 44(5), 1057-1067.

ANEXO A - Variables predictoras incorporadas en el algoritmo y tratamientos definidos a partir de las mismas.

PCA		VARIABLES PREDICTORAS INCORPORADAS
PCA 3	PCA 2	PCA 1
		Bio 1 - Temperatura media anual
		Bio 2 - Rango de temperatura diurno medio
		Bio 3 – Isotermalidad
		Bio 4 - Estacionalidad de temperatura
		Bio 5 - Temperatura máxima del mes más caliente
		Bio 6 - Temperatura mínima del mes más frío
		Bio 7 - Rango de temperatura anual
		Bio 8 - Temperatura media del trimestre más húmedo
		Bio 9 - Temperatura media del trimestre
		Bio 10 - Temperatura media del trimestre más frío
		Bio 11 - Temperatura media del trimestre más caliente
		Bio 12 - Precipitación total anual
		Bio 13 - Precipitación del mes más húmedo
		Bio 14 - Precipitación del mes más seco
		Bio 15 - Estacionalidad de la precipitación
		Bio 16 - Precipitación del trimestre más húmedo
		Bio 17 - Precipitación del trimestre más seco
		Bio 18 - Precipitación del trimestre más caliente
Bio 19 - Precipitación del trimestre más frío		
	Altitud (modelo digital de elevación)	
	Declividad	
	Flujo acumulado	
	Densidad aparente de tierra fina	
	Contenido de arcilla	
	Fragmentos gruesos	
	Contenido de sedimentos	
	Contenido de arena	
	Capacidad de intercambio catiónico	
	Contenido de carbón orgánico	
	pH en agua	
	pH en KCl	