



Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia



Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução

**Compreendendo padrões e processos em metacomunidades de
peixes em uma estrutura dendrítica**

Breno Laio Medeiros de Rezende
Orientador: Adriano Sanches Melo

Goiânia - GO
2019

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR
VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES
NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: ☒ **Dissertação** ☐ **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

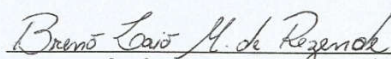
Nome completo do autor: Breno Laio Medeiros de Rezende

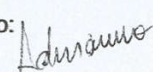
Título do trabalho: Compreendendo padrões e processos em metacomunidades de peixes em uma estrutura dendrítica

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento ☒ **SIM** ☐ **NÃO¹**

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.


Assinatura do(a) autor(a)²

Ciente e de acordo: 

Assinatura do(a) orientador(a)²

Data: 08/04/2019

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

² A assinatura deve ser escaneada.



Universidade Federal de Goiás

Instituto de Ciências Biológicas

Departamento de Ecologia



Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução

Compreendendo padrões e processos em metacomunidades de peixes em uma estrutura dendrítica

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução para a obtenção do título de Mestre.

Breno Laio Medeiros de Rezende
Orientador: Adriano Sanches Melo

Goiânia - GO
2019

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do
Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Rezende, Breno Laio Medeiros de
Compreendendo padrões e processos em metacomunidades de
peixes em uma estrutura dendrítica [manuscrito] / Breno Laio
Medeiros de Rezende. - 2019.
LIV, 54 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Evolução, Goiânia, 2019.
Bibliografia. Apêndice.
Inclui mapas, gráfico, tabelas.

1. Metacomunidades. 2. Custos de dispersão. 3. Teoria de grafos.
4. Peixes. 5. GDM. I. Melo, Adriano Sanches, orient. II. Título.

CDU 574

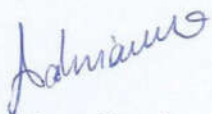


**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS - UFG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO - PPGE**

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 164

Aos vinte e sete dias do mês de fevereiro de dois mil e dezenove (27/02/2019), às oito horas (08h), no Sala de Apoio da Ecologia e Evolução, ICB V, - Campus Samambaia - UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Adriano Sanches Melo, ICB-UFG; Prof. Dr. Renato Bolson Dala Corte, ICB/UFG; Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros, UNESP/Rio Claro** para, em sessão pública presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de dissertação intitulada: **"Compreendendo padrões e processos em metacomunidades de peixes em uma estrutura dendrítica"**, em nível de mestrado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Breno Laio Medeiros de Rezende**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente, que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi concedida à(o) autor(a) da dissertação que, em cerca de 40 minutos, procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu à(o) examinada(o), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da dissertação. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1127 de dezembro de 2012 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, a dissertação foi APROVADA, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega da versão definitiva da dissertação na secretaria do programa, com as devidas correções sugeridas pela banca examinadora, no prazo de trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de pauta, às 11 h e 40 min., encerrou-se a sessão de defesa

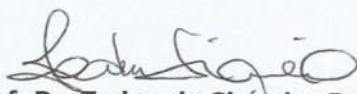
e, para constar, eu, Suely Ana Ribeiro, secretária executiva da Universidade Federal de Goiás - UFG, lavrei a presente ata que, após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual teor.



Prof. Dr. Adriano Sanches Melo
Presidente da Banca
ICB-UFG



Prof. Dr. Renato Bolson Dala Corte
ICB/UFG



Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros
UNESP/Rio Claro

Agradecimentos

Agradeço a todas as pessoas e órgãos que contribuíram para o desenvolvimento dessa dissertação. Agradeço a CAPES pela bolsa de mestrado e a Universidade Federal de Goiás. Agradeço aos professores e o programa de Ecologia e Evolução pelo ótimo trabalho que tem sido feito.

Primeiramente, deixo minha gratidão aos meus familiares que me auxiliaram todos esses anos e me deram suporte nos estudos, principalmente minha mãe. Gostaria de agradecer ao meu orientador Adriano por conceder parte do seu tempo e pela influência positiva no meu amadurecimento intelectual.

Agradeço a todos do Laboratório de Ecologia Teórica (LETS) que contribuíram indiretamente ou diretamente na conclusão deste trabalho. Cito aqui também o pessoal da UFRGS, especialmente o professor Fernando Gertum Becker que gentilmente concedeu parte do seu tempo para me ensinar sobre ferramentas de SIG.

Deixo meus agradecimentos ao Renato Bolson Dala-Corte (Gaúcho) e ao Renato Martins (Mineiro) pelas conversas, reflexões e dicas. Gostaria de agradecer aos meus amigos de graduação Sandro, Vinícius, Gilson, Wanderson como também expresso aqui minha gratidão ao Pedro e o Marco Antônio que me receberam em Porto Alegre com bastante hospitalidade.

Obrigado Tadeu, Bini e o Victor Landeiro por terem aceitado o convite para compor minha banca examinadora de mestrado.

Sumário

Resumo.....	1
Introdução.....	3
Objetivos.....	8
Métodos.....	9
Resultados.....	22
Discussão.....	32
Conclusão.....	36
Referências Bibliográficas.....	36
Apêndice.....	45

Resumo

Ecologia de metacomunidades é uma área em que o conhecimento sobre padrões e principalmente seus processos geradores ainda permanecem um desafio. Atualmente, existem quatro grandes visões para se explicar os padrões em metacomunidades, sendo elas: i) teoria neutra; ii) “filtro de espécies”; iii) efeitos de massa; e iv) dinâmica de manchas. Um sistema importante que incorpora os conflitos teóricos de metacomunidades são os ecossistemas lóticos. Nestes, os estudos realizados divergem sobre a importância das variáveis ambientais e espaciais e não abordam os fatores de resistência à dispersão dos organismos. O objetivo deste trabalho é entender os mecanismos determinantes da composição de espécies de peixes em metacomunidades de ambientes lóticos inferidos com base no grau de importância das variáveis ambientais e espaciais. Foi definido custos de dispersão utilizando medidas de declividade, diferenças de elevação, distância pela malha de drenagem e de atributos relacionados a hidrelétricas e barragens. Em adição, foram calculados índices de diversidade beta simétricos e assimétricos, estes últimos com a finalidade de verificar o aninhamento entre comunidades rio-acima (comunidades à montante) com as comunidades rio-abaixo (comunidades à jusante). Um modelo de dissimilaridade generalizado (gdm) foi empregado para analisar as dissimilaridades simétricas devido a sua capacidade de calcular o efeito de múltiplas variáveis e de considerar taxas não constantes de substituição ao longo do gradiente de cada variável preditora. O aninhamento com diversidade beta assimétrica foi avaliado com o uso de testes de Mantel. As variáveis preditoras explicaram 22,3% da dissimilaridade composicional no modelo de dissimilaridade generalizado, sendo a elevação a variável de maior importância para explicar o padrão encontrado. Não foi detectado aninhamento entre comunidades rio-acima com aquelas rio-abaixo. Meu estudo reforça o reconhecimento da importância dos filtros ambientais na estruturação de metacomunidade de peixes em ambientes lóticos.

Abstract

Metacommunity Ecology is a field in which the knowledge of patterns and particularly their process remains a challenge. Nowadays, there are four major concepts to explain metacommunity patterns, they are: i) neutral theory, ii) species sorting, iii) mass effects, and iv) patch dynamics. Lotic ecosystems are important systems that incorporate metacommunity theoretical conflicts. Studies carried out diverge on the importance of environmental and spatial variables, and they do not include dispersal resistance factors. The goal of the present work is to understand determinant mechanisms of fish species composition in lotic metacommunities as well as the degree of importance between environmental and spatial variables. Dispersals costs were defined using slope, elevation differences, drainage network distances, and hydroelectric dams. In addition, asymmetric beta diversity was calculated to evaluate nestedness between upstream and downstream communities. Generalized Dissimilarity Model (gdm) was applied to analyze symmetric dissimilarities due to its ability to include multiple variables and because it includes non-constant rate of compositional turnover along gradients. Asymmetric dissimilarities were analyzed using Mantel tests. The predictor variables in the generalized dissimilarity model explained 22.26% of compositional dissimilarity and the most important predictor was elevation. Nestedness between downstream and upstream communities was not detected. The present work supports the importance of environmental filters in the structure of lotic fish metacommunity.

Introdução

Existem diversas teorias para explicar a diversidade em comunidades biológicas e algumas delas são conflitantes, o que está ligado intimamente ao paradoxo histórico da concepção dos mecanismos que determinam a diversidade em comunidades (Loreau & Mouquet 1999). Historicamente, as comunidades foram estudadas de forma fechada, abordando somente os seus mecanismos internos sob a perspectiva da teoria do nicho. Posteriormente, MacArthur & Wilson (1967) introduziram uma nova visão ao considerar as comunidades abertas e determinadas por mecanismos espaciais e de dispersão.

Metacomunidade é o termo dado a um conjunto de comunidades locais sujeitas a processos intrínsecos (interações inter-específicas) e extrínsecos (dispersão e colonização) (Leibold *et al.* 2004). Esta complexidade de processos e organismos interagindo concomitantemente pode ser compreendida por quatro grandes abordagens clássicas. Cada abordagem possui mecanismos e explicações diferentes para a coexistência de espécies na metacomunidade e nas comunidades locais (Logue *et al.* 2011). São elas: dinâmica de manchas (*patch-dynamics*), “filtro de espécies” (*species sorting*), efeitos de massa (*mass effects*) e a teoria neutra (*neutral theory*) (Leibold *et al.* 2004).

A abordagem da teoria neutra em metacomunidades é controversa, pois assume que as diferentes espécies possuem equivalência de mobilidade e nicho ecológico (Vellend *et al.* 2014). Segundo esta perspectiva, metacomunidades são coleções de comunidades locais compostas por organismos troficamente similares. Sob tais condições, os determinantes da composição nas comunidades locais são processos estocásticos de demografia e dispersão (Hubbell 2001).

O filtro de espécies tem seus princípios baseados na teoria do nicho e assume que diferentes espécies possuem diferentes formas de utilização dos recursos disponíveis. A coexistência de espécies

semelhantes é possível por diversificação de nicho (Leibold *et al.* 2004). Consequentemente, as características ambientais possuem maior relevância em selecionar as espécies nas comunidades do que as características de dispersão das espécies. No entanto, essa maior influência ambiental não significa que a dispersão seja totalmente irrelevante.

O efeito de massa considera a dispersão de indivíduos entre manchas com características ambientais distintas como principal determinante da composição de espécies, porém não exclui as interações ecológicas das espécies. A coexistência de inúmeras espécies fracas competidoras se daria devido aos indivíduos emigrantes de outras comunidades para aquelas comunidades onde eles tendem a ser extintos devido aos efeitos de competição e/ou baixa adequabilidade ambiental (Shmida & Wilson 1985).

A teoria da dinâmica de manchas assume que o ambiente é homogêneo e a composição de uma dada mancha é dada pelo balanço entre capacidade de colonização e exclusão competitiva. As extinções das espécies em uma mancha podem ocorrer através de mecanismos determinísticos (*e.g.* competição) como também estocásticos (*e.g.* perturbação). Em adição, as espécies podem tanto colonizar manchas vazias como também coexistir com outras espécies em uma mesma mancha através de mecanismos de balanço (*trade-off*) entre dispersão e dominância local (Leibold *et al.* 2004).

Uma interpretação alternativa das teorias de metacomunidade é a questão da influência da escala (espacial ou temporal). Conforme a área de estudo aumenta, o padrão observado pode se apresentar de diversas formas e gerar interpretações teóricas diferentes (Levin 1992). Outro aspecto importante das teorias de metacomunidade é que as teorias não são exclusivas, ou seja, o padrão observado em um estudo que mais se aproxima de uma das interpretações de metacomunidades não é capaz de excluir as demais teorias (Brown *et al.* 2017).

As metacomunidades aquáticas (*e.g.* lagoas, sistemas marinhos, redes de sistemas lóticos) podem ser estudadas e explicadas sob o aspecto de diferentes teorias de metacomunidades (Heino *et al.*

2015b). Ao tentarmos obter uma compreensão mais profunda sobre metacomunidades de ambientes lóticos nos deparamos com inúmeras circunstâncias importantes como a incapacidade de se obter uma medida de dispersão e problemas com limites de comunidades locais (Heino *et al.* 2015a, 2015b). Uma alternativa para a resolução dos problemas metodológicos de natureza espacial seria a de refinar a realidade dos seus sistemas. Por exemplo, estudos sobre sistemas de rios que se restringem a utilizar conformações espaciais de geometria bidimensional não podem ser considerados ideais por não expressarem a realidade geométrica destes sistemas (Fagan 2002). A geometria ideal para estes sistemas deve ser aquela que inclua a natureza geomorfológica e topológica dos rios como uma estrutura hierárquica, ou seja, uma geometria dendrítica (Fagan 2002, Campbell Grant *et al.* 2007). Uma estrutura dendrítica é um sistema ramificado composto por múltiplas bifurcações as quais podem ser estudadas com auxílio de modelos de simulações e até mesmo modelos matemáticos de fractais ou grafos (Benda *et al.* 2004, Campbell Grant *et al.* 2007, Brown *et al.* 2011).

A configuração do sistema dendrítico tem influência sobre a conectividade entre as comunidades aquáticas locais e, portanto, possui influência na composição de espécies, o que foi investigado experimentalmente por Carrara *et al.* (2012, 2017). Por exemplo, as comunidades em riachos de cabeceira estão mais isoladas do que aquelas de rios centrais. Logo, independente dos fatores ambientais, espaciais, de competição, de distúrbio entre outros, comunidades com maior conectividade possuem maiores chances de receberem organismos do que aquelas comunidades com menor conectividade. Além do mais, uma maior probabilidade de indivíduos dispersando em comunidades de maior conectividade é prevista pela teoria de redes (Newman 2010). Essas características afetam a montagem de metacomunidades aquáticas nas redes dendríticas. De acordo com Brown & Swan (2010), riachos de cabeceiras expressam padrões mais influenciados pelo processo de filtro de espécies enquanto rios principais possuem padrões mais afetados pelo efeito de massa (*i.e.* hipótese de posicionamento de redes).

Uma perspectiva importante para entender a estruturação de metacomunidades de peixes em sistemas de rios e riachos é a abordagem conjunta das variáveis ambientais e espaciais. No entanto, com raras exceções, entre os poucos trabalhos que incluíram estas medidas, não foram considerados os fatores de resistência de dispersão dos organismos em conjunto com a geometria dendrítica dos rios (Muneepeerakul *et al.* 2008, Eros *et al.* 2012, Datry *et al.* 2016, mas veja Olden *et al.* 2001). Os fatores de resistência à dispersão em uma bacia hidrográfica podem ser tanto barreiras naturais, como cachoeiras ou habitats distintos (*e.g.* corredeiras para peixes de remanso), como barreiras artificiais, incluindo barragens, hidrelétricas e manilhas de concreto usadas para fazer pontes.

Há pouca informação sobre os efeitos de barreiras naturais sobre metacomunidades de peixes de ambientes lóticos. Além disso, os trabalhos que abordam os efeitos das barreiras naturais não esclarecem o que realmente é uma barreira de dispersão (Rahel 2007, Torrente-Vilara 2011). Esses trabalhos se limitam em estudar apenas cachoeiras considerando-as como barreiras biogeográficas, não abordando a sua própria diversidade morfológica como um fator variável na dispersão dos organismos, como também não incluem outras possíveis formas de barreiras (*e.g.* habitats distintos). Um exemplo de barreira ambiental é citado em Winemiller *et al.* (2008), onde as condições ambientais do rio Casiquiare o tornam uma barreira para organismos que dispersam entre os rios Negro e Orinoco.

O custo ou resistência sobre dispersão dos organismos pode ser assimétrica dependendo da direção em que ocorrem as dispersões. Características assimétricas da paisagem alteram as propriedades de conectividade entre comunidades e são denominadas de conectividades funcionais (Bélisle 2005). Em bacias hidrográficas, em geral, é muito mais fácil dispersar rio-abaixo do que rio-acima. Os atributos assimétricos de lagos conectados por riachos numa bacia hidrográfica foram explorados por Olden *et al.* (2001) revelando a importância do arranjo espacial na conectividade entre comunidades e nos padrões de composição das espécies de peixes. A influência da assimetria da conectividade também foi explorada por Sharma *et al.* (2011) no intuito de entender os padrões de

composição de espécies de peixes nativos e não nativos. Miyazono & Taylor (2013) observaram que as composições de espécies de peixes em riachos de pequena ordem estavam aninhadas dentro daqueles presentes em rios de maior ordem e constataram a influência de espécies de peixes não nativos na redução do padrão de aninhamento. Consequentemente, as propriedades assimétricas de conectividade somadas às características da rede dendrítica dos sistemas lóticos propiciam o surgimento de aninhamento entre comunidades.

Algumas barreiras podem criar um impedimento à dispersão dos organismos não somente fisicamente, mas também afetando outras características ambientais. Por exemplo, a construção de barragens e hidrelétricas criam ambientes lênticos e, ao mesmo tempo, alteram as características físico-químicas da água, como pH, turbidez e da sedimentação no reservatório (Baxter 1977). Fisicamente, as barragens atuam impedindo a dispersão dos peixes rio-acima, enquanto o reservatório acima da barragem gera impedimento de dispersão rio-abaixo (Agostinho *et al.* 2007, Pelicice *et al.* 2015).

Uma consequência do efeito das barreiras sobre os padrões de distribuição das espécies é a superestimação ou subestimação da importância relativa das variáveis ambientais ou espaciais relacionadas à interpretação de algumas das abordagens de metacomunidades. Por exemplo, o filtro de espécies pode ser superestimado em casos onde as barreiras físicas possuam efeitos importantes, mas que não sejam incluídas no modelo. Neste caso, uma espécie está ausente não pelo local possuir condições inadequadas, mas simplesmente pelo fato de a espécie não ter conseguido chegar no local. O efeito de massa pode ser reduzido em metacomunidades com muitas barreiras de alto valor de resistência à dispersão, pois espécies competidoras fracas dependem da dispersão para permanecerem nas comunidades. Portanto, tanto estruturas que atuam como resistências para o deslocamento dos organismos como também a natureza espacial das metacomunidades devem ser consideradas como fatores importantes em determinar a dissimilaridade de espécies entre comunidades locais.

Objetivos

O objetivo deste trabalho é entender os mecanismos determinantes da dissimilaridade de espécies de peixes em metacomunidades de ambientes lóticos. Adicionalmente, quero saber o grau de influência das variáveis ambientais e dos custos de dispersão (incluindo a distância espacial) sobre a dissimilaridade das comunidades. Especificamente, pretendo saber se existe influência dos custos de dispersão e o tamanho do seu efeito sobre a composição de comunidades locais. Usando o conhecimento das teorias de metacomunidades, testarei se:

Hipótese 1. A presença de resistências espaciais pela rede de drenagem (*e.g.* remansos, cachoeiras, barragens, hidrelétricas e entre outros) são custos para dispersão dos peixes e, conseqüentemente, quanto maior o custo de dispersão, maior será a dissimilaridade entre comunidades locais na metacomunidade.

Hipótese 2. O custo de dispersão no sentido rio-acima é maior do que no sentido rio-abaixo, logo, a assimetria no custo de dispersão cria aninhamentos das comunidades presentes rio-acima dentro das comunidades rio-abaixo.

Hipótese 3. Os custos de dispersão influenciam a interpretação das teorias de metacomunidades. A importância relativa das variáveis espaciais pode ser subestimada quando duas comunidades com fatores ambientais distintos venham a ter composição de espécies diferentes, mas que estejam separadas por barreira. Neste caso, a existência de um alto valor de resistência à dispersão é responsável, pelo menos em parte, pelas diferenças de composição de espécies.

Métodos

Área de estudo e dados disponíveis em repositórios online

O conjunto de dados utilizados neste trabalho foi obtido no repositório online Dryad (<https://datadryad.org/>). Os dados são da bacia do *Upper Tennessee River* (Estados Unidos da América) (Figura 1) e foram disponibilizados por Keck *et al.* (2014). Os autores reuniram informações disponibilizados pela *Tennessee Valley Authority* (TVA) e pelo *United States Geological Survey* (USGS), os quais incluem informações de presença das espécies de peixes (total de 131 espécies), a localidade das coletas (total de 210 pontos de coleta) e variáveis ambientais. Algumas das variáveis ambientais foram complementadas por Keck *et al.* (2014) através de ferramentas de Sistema de Informação Geográfica (SIG). A escolha dos dados do *Upper Tennessee River* se justifica pela disponibilidade de dados fundamentais para realização do presente trabalho, como uma grande extensão espacial de amostragem de peixes, a presença de variáveis ambientais e a inclusão das coordenadas geográficas das localidades amostradas.

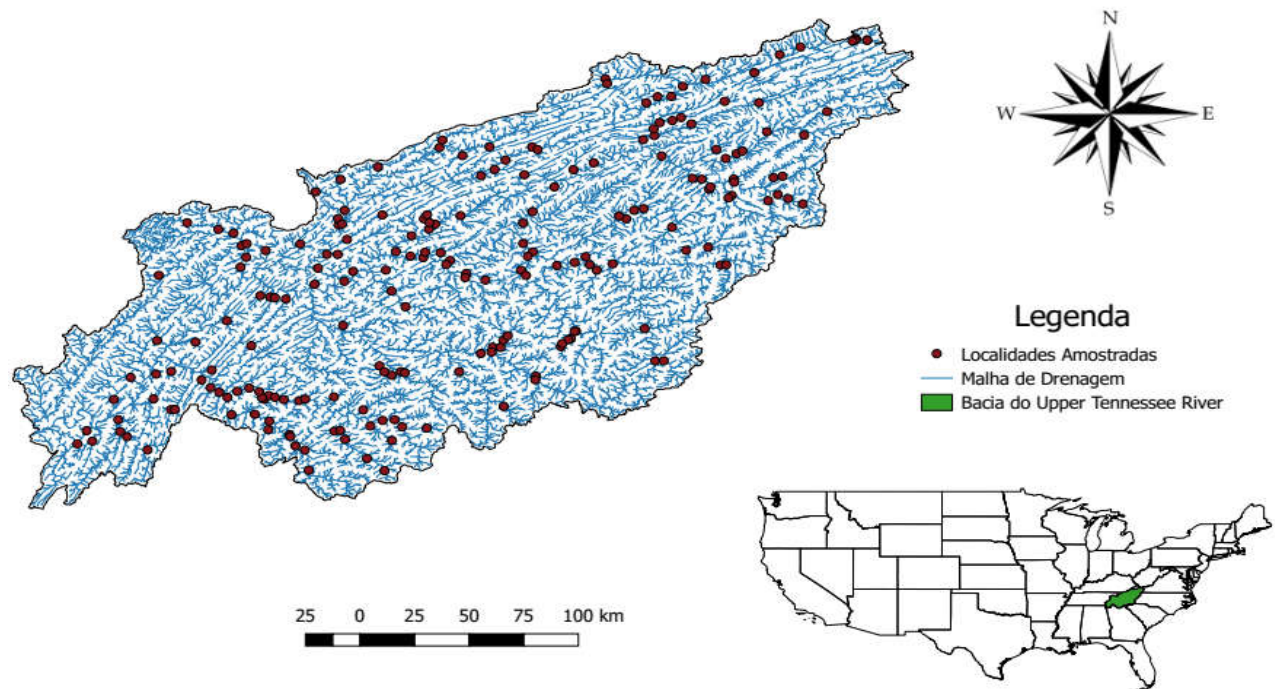


Figura 1. Localização da bacia do *Upper Tennessee River* (Estados Unidos da América) contendo a representação da malha hidrográfica e as 210 localidades estudadas por Keck *et al.* (2014).

As variáveis ambientais disponibilizados pelo TVA e USGS foram: a) cobertura vegetal sobre o rio ou riacho, b) substrato epifaunal, c) imersão do substrato por sedimento fino, d) sedimentos depositados, e) frequência de corredeiras, f) estado do fluxo do canal, g) estabilidade das margens, h) proteção vegetativa e i) largura da zona vegetativa ripária. O protocolo utilizado é semelhante ao utilizado pela *U. S. Environmental Protection Agency* (EPA), porém com modificações. A mensuração das variáveis ambientais no protocolo modificado é semi-quantitativa, com valores que variam entre 1 e 4. As variáveis ambientais complementadas por Keck *et al.* (2014) foram obtidas por SIG usando Modelos Digitais de Elevação (MDE) de 10 metros de resolução, sendo elas: j) área de drenagem, k) declividade local, l) sinuosidade e m) elevação.

Dados complementares

Através de dados disponíveis no *National Hydrography Dataset e Watershed Boundary Dataset* (USGS) (<https://nhd.usgs.gov/>) consegui arquivos contendo a) os limites da bacia hidrográfica (em formato *shapefile*) e o b) modelo de canal de drenagem (em formato *raster*). Exclui os segmentos da drenagem que não estavam nas rotas de dispersão entre os locais de coleta (Figura 2) e converti as células do modelo de canal de drenagem em pontos. A partir de modelos digitais de elevação de 30 m de resolução disponibilizado pelo USGS (<https://earthexplorer.usgs.gov>) eu extraí informações da declividade e elevação para cada célula convertida em ponto. Cada ponto da malha de drenagem também recebeu i) identificação do trecho a qual pertencia, ii) identificação do vértice de origem do trecho (pontos de coleta ou confluência), iii) identificação do vértice final do trecho (pontos de coleta ou confluência). O programa de geoprocessamento empregado para obter as informações foi o QGIS (Quantum GIS Development Team 2018).

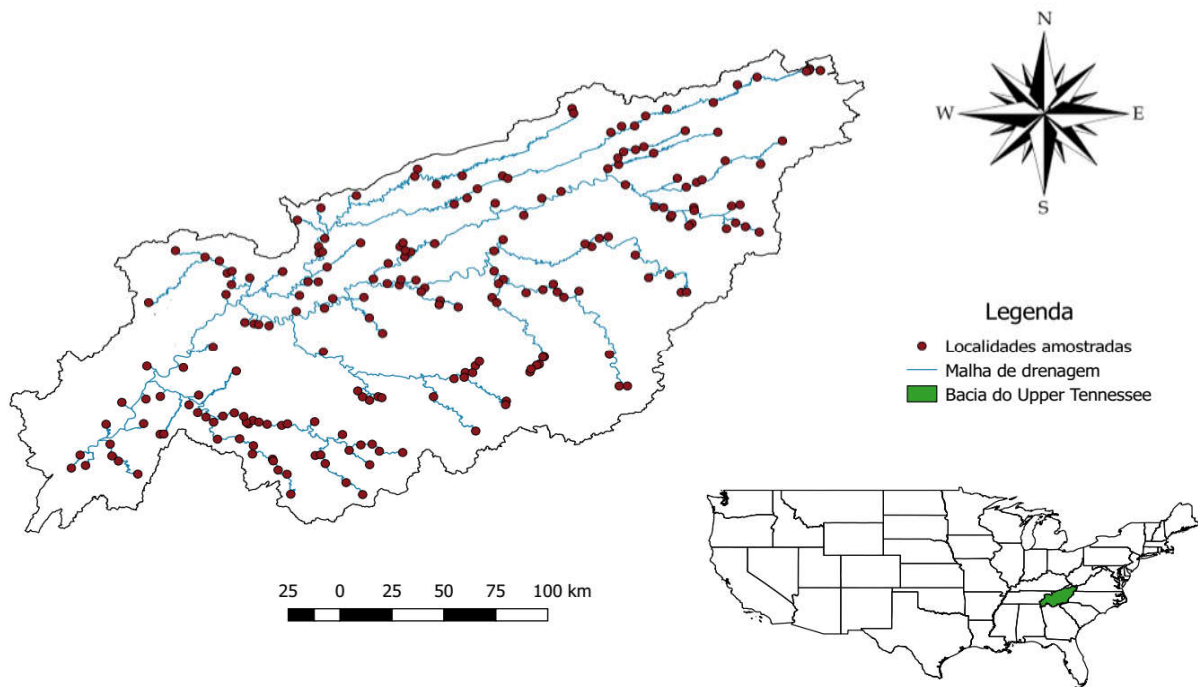


Figura 2. Localização da bacia do *Upper Tennessee River* (Estados Unidos da América) contendo a representação da malha hidrográfica onde os segmentos que não incluem rotas de dispersão entre localidades foram excluídos.

As informações de espécies de peixes nativas e não nativas da bacia do Upper Tennessee River foram obtidas através de uma lista de espécies do *Nonindigenous Aquatic Species Program Database* (NAS USGS; <https://www.usgs.gov/ecosystems/invasive-species-program>; Fuller & Benson 2016). Através das informações obtidas pela lista de espécies foram criadas duas matrizes, a primeira incluindo somente as espécies nativas (total de 96 espécies) e a segunda incluindo somente as espécies não nativas (total de 36 espécies). As espécies não nativas incluem duas espécies exóticas de outras regiões biogeográficas (*Salmo trutta* e *Cyprinus carpio*) e as outras 34 espécies nativas de outras bacias hidrográficas dos Estados Unidos, porém introduzidas na bacia do Tennessee através da pesca esportiva, introduções acidentais, navegação e entre outros.

Construção do grafo e custos de dispersão

Construí um grafo usando a malha de drenagem (Figura 2) e as informações associadas aos pontos convertidos da malha. As arestas do grafo representam trechos de rio entre as comunidades ou entre confluências, enquanto os vértices representam as confluências e as comunidades amostradas (Figura 3). O grafo foi gerado no ambiente R (R Core Team 2018) usando o pacote igraph (Csárdi 2018).

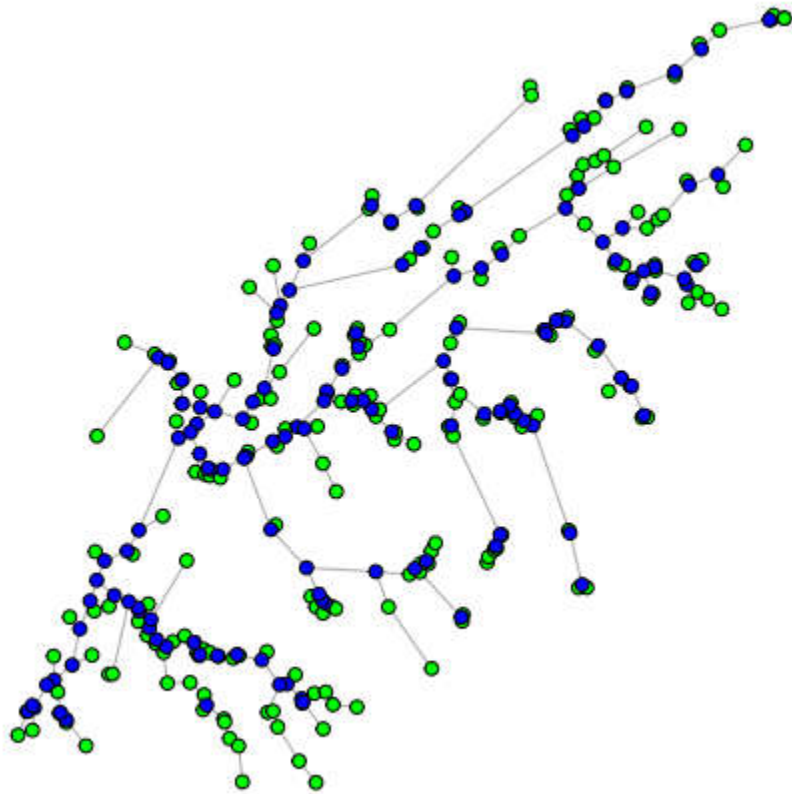


Figura 3. Modelo de grafo gerado para a bacia hidrográfica do *Upper Tennessee River*. As arestas representam os trechos da malha hidrográfica que conectam os pontos de coleta (vértices na cor verde) ou os pontos de confluências (vértices na cor azul).

O grafo foi utilizado para conseguir as distâncias entre os locais de coleta via malha de drenagem (km). Em adição, foram associadas às arestas custos de dispersão utilizando diferenças de

elevação, declividade e características atribuídas às hidrelétricas e barragens. As informações das barragens e hidrelétricas foram obtidas do *ScienceBase Catalog* pertencente a USGS (<https://www.sciencebase.gov/catalog/>). Este catálogo possui informações de todas as hidrelétricas e barragens dos Estados Unidos em formato *shapefile*. Portanto, foram selecionadas somente as hidrelétricas e barragens presentes na malha de drenagem em estudo (total de 30 estruturas).

Os custos de dispersão atribuídos às hidrelétricas e barragens foram: a) a soma das alturas das construções (em metros), b) a idade da estrutura mais antiga entre trechos (em anos) e c) a soma das áreas de superfície inundada (reservatório) (em km²). Os custos utilizando as diferenças de elevação (m) e de declividade (porcentagem) incluem, para cada um deles: a média, o desvio padrão e o valor máximo pela malha de drenagem. O custo baseado em desvio padrão indica trechos com alta variação de altitude ou declividade, enquanto o valor máximo indicaria a barreira mais efetiva no trecho. As diferenças de elevação foram obtidas entre pontos adjacentes da malha de drenagem sempre considerando a direção do fluxo da correnteza. Em outras palavras, o cálculo das diferenças foi sempre entre o ponto adjacente à jusante com o ponto adjacente à montante. Diferenças de elevação com valores negativos foram substituídas por zero por representarem depressões presentes nos cursos dos rios e riachos ou, mais provavelmente, erros de estimativas de altitude.

Modelos de Dissimilaridade Generalizada (gdm) e correlações

Estimei correlações de Spearman (r) entre as variáveis ambientais e depois entre os custos de dispersão. As correlações foram estimadas com o intuito de verificar a existência de colinearidade entre as variáveis preditoras. Foram consideradas variáveis colineares aquelas com valores de r maiores que 0,7 ou menores que -0,7. Como critério de exclusão de uma das variáveis colineares, optei por fazer análises de gdm (modelo generalizado de dissimilaridade) incluindo cada variável preditora no modelo e exclui a variável com menor poder de explicação da variável resposta. A escolha do método de

correlação de Spearman se deve a presença de variáveis quantitativas (custos de dispersão, declividade local, sinuosidade, elevação local e área de drenagem) e semi-quantitativas (substrato epifaunal, imersão do substrato por sedimento fino, estado do fluxo do canal, frequência de corredeiras, sedimentos depositados, estabilidade das margens, proteção vegetativa, largura da zona vegetativa ripária, cobertura vegetal sobre o rio ou riacho).

O passo seguinte foi a inclusão de todas as variáveis selecionadas anteriormente em uma análise de gdm usando permutações de matrizes. As permutações das matrizes foram empregadas para analisar a importância das variáveis preditoras aleatorizando os seus valores e sua ordem de análise no modelo. O número de permutações utilizado foi de 200 aleatorizações e as variáveis preditoras com menor importância foram excluídas sequencialmente (método de eliminação *backward*). O baixo número de aleatorizações deve-se a dificuldades computacionais do método empregado. Tentativas com números maiores falharam mesmo em máquinas com alta capacidade de computação (dois processadores Intel Xeon 12 CPUs de 2.7 Ghz e 12 memórias RAM de 2gb cada). Após a análise de gdm com permutações de matrizes, realizei três análises de gdm, a primeira incluindo somente as variáveis ambientais, a segunda incluindo somente as variáveis de custo de dispersão (que inclui a distância pelo corredor de rios) e a última incluindo em conjunto as variáveis ambientais e custos de dispersão. O intuito de realizar análises com as variáveis ambientais e custos de dispersão de forma separada foi a de destacar a importância relativa de cada uma delas. A medida de dissimilaridade escolhida nas análises de gdm foi a de Sørensen, os dados das espécies estão no formato de presença e ausência.

O modelo de dissimilaridade generalizado é uma variação de um modelo de regressão múltipla capaz de calcular o efeito de múltiplas variáveis sobre uma matriz de dissimilaridade (Ferrier *et al.* 2007). A escolha do gdm se deve à sua capacidade de considerar a taxa de substituição (*turnover*) não constante ao longo do intervalo de cada variável preditora e a saturação de dissimilaridade. A saturação

de dissimilaridade ocorre quando o gradiente ambiental se estende até o valor máximo de dissimilaridade possível.

$$(1) \mu = 1 - e^{-\eta}$$

O modelo generalizado de dissimilaridade (μ) é baseado em uma relação curvilínea, onde a distância ecológica predita, denominado de preditor linear (η), inclui o ajuste das funções das distâncias ecológicas das variáveis preditoras por máxima verossimilhança. Cada variável preditora possui uma função entre distância ecológica parcial (dissimilaridade) e gradiente. Quando o coeficiente da função é zero, significa que a variável preditora não é capaz de explicar a dissimilaridade biológica. Em adição, quanto maior for a distância ecológica, maior será o poder de explicação da variável preditora e quanto maior é o coeficiente da função, maior será a taxa de substituição. A análise do gdm foi realizada no ambiente R (R Core Team 2018), usando o pacote *gdm* (Manion *et al.* 2018).

Demonstração do gdm aplicado a um exemplo

Dados artificiais de presença e ausência de espécies de plantas, temperatura e precipitação foram analisados com o gdm para melhor demonstração do funcionamento do modelo (Tabelas 1 e 2). O intuito é demonstrar como a dissimilaridade composicional varia conforme a distância ambiental e a relação de distância ambiental e o gradiente das variáveis preditoras. Localidades que possuem menores valores de precipitação representam regiões de clima desértico ou árido, portanto, possuem uma menor riqueza de espécies comparado com regiões onde as precipitações são altas (*e.g.* regiões de floresta tropical úmida). Em adição, regiões de clima árido e clima tropical possuem composição de espécies distintas e é esperado que quanto maior é a distância ambiental (*e.g.* a diferença entre os valores de precipitação entre localidades) maior será a dissimilaridade composicional. Regiões

desérticas e regiões tropicais possuem as maiores temperaturas, quando comparados com outros biomas terrestres, conseqüentemente, é importante notar que a dissimilaridade composicional aumentará conforme o aumento do gradiente de temperatura.

A relação entre gradiente e a distância ambiental reflete as substituições de espécies nas comunidades conforme a variação do gradiente. Espécies de plantas associadas às localidades áridas são substituídas por outras espécies conforme o aumento do gradiente de precipitação. A relação do gradiente e da dissimilaridade não é constante uma vez que um aumento de 10 mm de precipitação em regiões áridas contribui muito mais para mudanças de composição de espécies do que considerando o mesmo aumento de precipitação em regiões úmidas. Um aumento de 10 mm de precipitação em regiões úmidas pouco influência na dissimilaridade de composição de espécies de plantas.

Tabela 1. Dados de presença e ausência das espécies de plantas fictícias nas localidades utilizadas no exemplo de análise de gdm.

Localidades	sp 1	sp 2	sp 3	sp 4	sp 5	sp 6	sp 7	sp 8	sp 9	sp 10
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
4	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
5	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
6	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
7	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
8	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1
9	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
10	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1

Tabela 2. Dados artificiais de precipitação e temperatura para cada uma das localidades criadas.

Localidades	Precipitação (mm)	Temperatura (°C)
1	16	35
2	29	30
3	75	19
4	142	18
5	240	15
6	320	20
7	620	21
8	825	24
9	1000	23
10	1400	25

A análise de gdm indicou que a precipitação e a temperatura são responsáveis por explicar 82,09% da dissimilaridade composicional de espécies (Figura 4-A). Cada ponto representa a dissimilaridade entre pares de localidades. O intervalo de 4 a 8 da distância ecológica predita apresenta saturação de dissimilaridade, ou seja, a variação da temperatura e precipitação além desses valores não ocasionará aumento da dissimilaridade já que o valor máximo possível (1,0 ou 100% de dissimilaridade) já foi atingido (Figura 4-A). Os valores de distância ecológica parcial de cada uma das variáveis compõem a distância ecológica predita através de um cálculo de ajuste por verossimilhança. A variável mais importante para explicar a dissimilaridade composicional é a temperatura, pois sua distância parcial é a que mais contribui para explicação da distância ecológica predita (Figura 4-B). As maiores taxas de substituição de espécies são representadas pelos maiores coeficientes de inclinação das funções (Figuras 4-B e 4-C), ou seja, as maiores taxas de substituição de espécies no gradiente de temperatura são encontradas entre os intervalos de 25°C à 35°C (Figura 4-B) e para variável precipitação entre 0 à 200 mm (Figura 4-C).

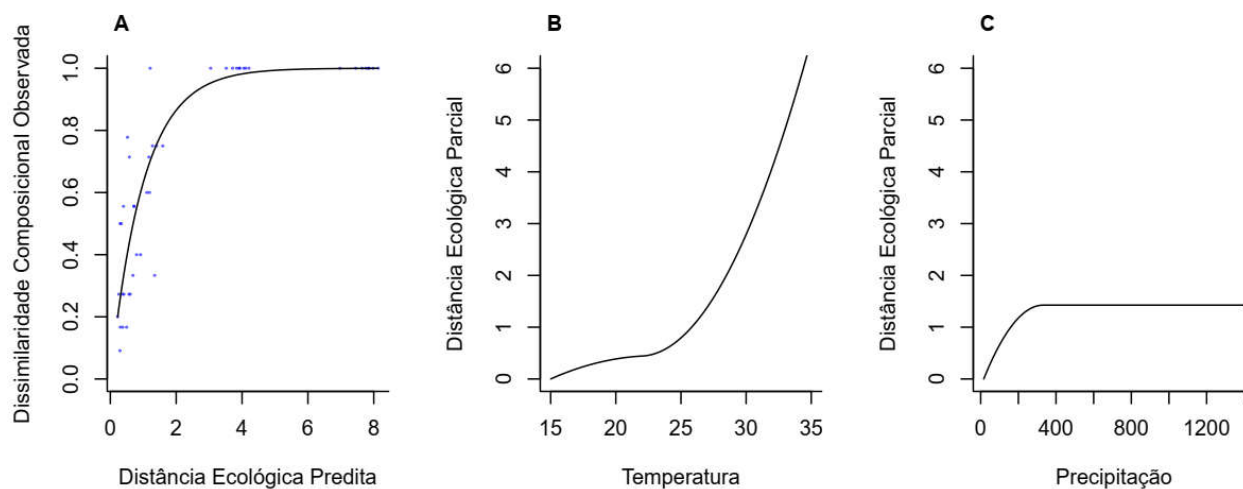


Figura 4. A) Modelo de dissimilaridade generalizado para os dados artificiais de espécies de plantas incluindo as variáveis temperatura e precipitação. B) Relação da distância ecológica parcial ao longo do gradiente de temperatura. C) Relação da distância ecológica parcial ao longo do gradiente de precipitação.

Deteção de colinearidade e seleção de variáveis para análise de gdm

As variáveis ambientais não apresentaram correlações com valores de r maiores que 0,7 ou menores que -0,7 (Apêndice 1). No entanto, diferentemente das variáveis ambientais, algumas das medidas de custos de dispersão apresentaram valores de r acima de 0,7 e, portanto, foram consideradas colineares (Apêndice 2). A correlação entre declividade máxima e a diferença máxima de elevação foi de 0,724 (Apêndice 2). A correlação entre a média de declividade e a média das diferenças de elevação foi de 0,889 (Apêndice 2). A correlação entre o desvio padrão dos valores de declividade e o desvio padrão dos valores de diferenças de elevação foi de 0,821 (Apêndice 2).

Os resultados das análises de gdm incluindo cada uma das variáveis correlacionadas para média de declividade, desvio padrão das diferenças de elevação e desvio padrão da declividade não

explicaram nenhuma porcentagem da dissimilaridade composicional. O modelo generalizado de dissimilaridade para média das diferenças de elevação explicou 0,01% (Figura 5-A), a diferença máxima de elevação explicou a porcentagem de 3% (Figura 5-B) e a declividade máxima explicou 3,074% (Figura 5-C). Consequentemente, para as demais etapas de análise de gdm foram incluídas todas as variáveis ambientais e entre as variáveis de custos de dispersão foram incluídas: a) a soma da altura das barragens e hidrelétricas, b) a distância pela malha de drenagem, c) a declividade máxima, d) a média das diferenças de elevação e e) a soma das superfícies de área inundada.

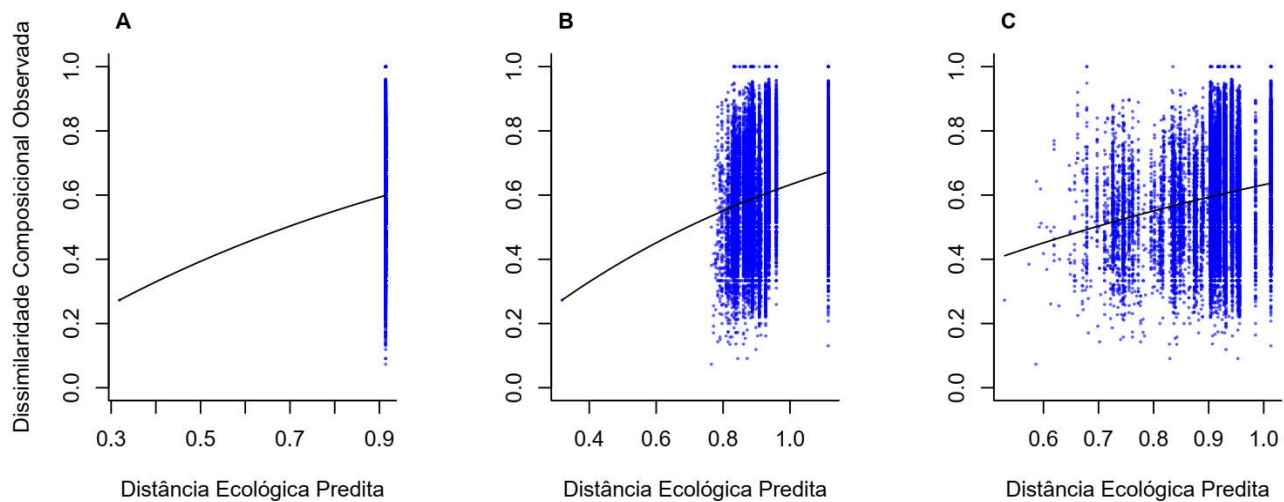


Figura 5. Representação gráfica dos três modelos generalizados de dissimilaridade. (A) Modelo generalizado incluindo exclusivamente a variável de custo de média das diferenças de elevação. (B) Modelo generalizado incluindo exclusivamente a variável de custo de diferença máxima de elevação. (C) Modelo generalizado incluindo exclusivamente a variável de custo declividade máxima.

Análise de custos de dispersão assimétricos e aninhamento

Com o intuito de testar o aninhamento gerado pela dispersão assimétrica, onde mais indivíduos migram rio-abaixo do que rio-acima, usei como medida de dissimilaridade assimétrica a medida de anisotropia β_{rlb} presente em Ruggiero *et al.* (1998). A medida de dissimilaridade assimétrica (2) baseia-se na

relação entre espécies compartilhadas entre as comunidades (a) e espécies exclusivas em uma das comunidades (c). Neste trabalho, considerando duas comunidades A e B, o cálculo da variável “c” para a dissimilaridade de $A \rightarrow B$ foi definido como a quantidade de espécies exclusivas em A. No sentido inverso (de $A \leftarrow B$), a variável “c” seria a quantidade de espécies exclusivas em B.

$$(2) \beta_{rib} = a/(a+c)$$

As dissimilaridades assimétricas foram obtidas entre pares de comunidades rio-acima e rio-abaiixo ($A \rightarrow B$) e o inverso entre comunidades de rio-abaiixo com as de rio-acima ($A \leftarrow B$). As comunidades de rio-acima são aquelas presentes à montante da malha de drenagem em relação a comunidades de rio-abaiixo, localizadas à jusante. Pares de comunidades que são conectadas por caminhos onde existe a possibilidade das espécies de peixes dispersarem tanto por trechos rio-acima e rio-abaiixo foram desconsiderados (*e.g.* pares de comunidades de riachos de pequena ordem localizados em diferentes ramos). Como forma de contrastar o aninhamento entre comunidades de rio-acima com as comunidades rio-abaiixo, foram obtidas dissimilaridades entre comunidades rio-acima aninhadas com as de rio-abaiixo ($A \rightarrow B$) (matriz de distância triangular), rio-abaiixo aninhadas com as de rio-acima ($A \leftarrow B$) (matriz de distância triangular), como também considerando em conjunto os aninhamentos entre comunidades de rio-acima com as de rio-abaiixo e o de rio-abaiixo com as de rio-acima ($A \leftrightarrow B$) (matriz quadrada compostas pelas duas matrizes triangulares de $A \leftarrow B$ e $A \rightarrow B$). Os cálculos de aninhamentos foram realizados para espécies nativas, para espécies não nativas e para todas as espécies. Após a obtenção dos valores de dissimilaridade assimétrica foram realizados testes de Mantel entre os custos de dispersão e as dissimilaridades assimétricas.

Resultados

Análises de gdm e importância das variáveis nos modelos

Os resultados da análise de gdm para todas as espécies (nativas e não nativas) indicou que a variável com maior importância é a elevação (22,03%) seguida de área de drenagem (15,08%) (Figura 6-A). As demais variáveis importantes foram a soma da altura das barragens e hidrelétricas (8,98%), declividade local (7,62%), imersão do substrato por sedimento fino (2,93%) e substrato epifaunal (2,65%) ($P < 0,05$; Figura 6-A).

Os resultados da análise de gdm incluindo somente as espécies nativas indicou que a variável com maior importância foi a elevação (22,28%) seguida da área de drenagem (19,67%) (Figura 6-B). As demais variáveis foram a soma da altura das barragens e hidrelétricas (8,05%), declividade local (5,56%), imersão do substrato por sedimento fino (3,16%) e substrato epifaunal (2,96%) ($P < 0,035$; Figura 6-B).

Os modelos generalizados de dissimilaridades incluindo somente as espécies não nativas indicaram que a variável de maior importância no modelo é a declividade local (14,89%) ($P = 0,02$; Figura 6-C). A segunda variável com maior importância é a elevação (4,93%), porém com p-valor igual a 0,06 (Figura 6-C). As demais variáveis preditoras apresentaram porcentagens de importância não significativas (p-valores entre 0,06 e 0,99) (Figura 6-C).

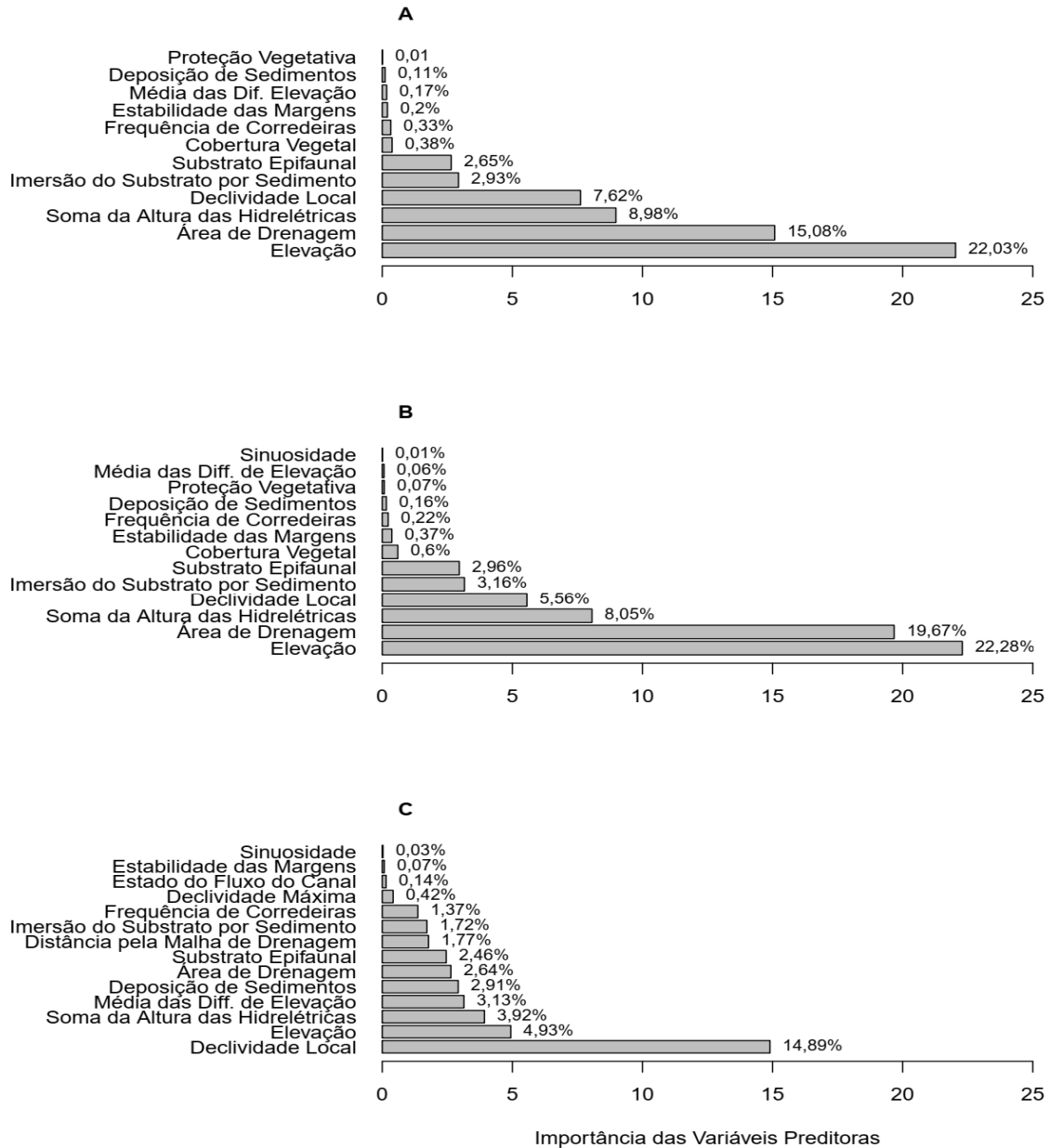


Figura 6. Importância das variáveis predictorias analisadas no modelo completo incluindo A) espécies nativas e não nativas, B) espécies nativas e C) espécies não nativas. A importância de cada variável preditora é a porcentagem explicada pelo modelo completo após cada ciclo de permutação excluindo uma das variáveis no modelo.

As variáveis preditoras foram responsáveis por explicar 22,26% da dissimilaridade composicional observada das espécies nativas e não nativas (Figura 7-A). As variáveis ambientais analisadas isoladamente explicaram 18,14%, da dissimilaridade composicional observada (Figura 7-B), enquanto as variáveis de custo de dispersão explicaram 6,22% da dissimilaridade composicional (Figura 7-C).

O modelo completo incluindo variáveis ambientais e de custo de dispersão para espécies nativas explicou 20,08% da dissimilaridade composicional (Figura 7-D), enquanto as variáveis ambientais e de custos de dispersão analisadas isoladamente explicaram, respectivamente, de 16,94% e 4,45% (Figuras 7-E e 7-F). Para espécies não nativas, o modelo completo incluindo variáveis ambientais e custos de dispersão para espécies não nativas explicou 8,07% (Figura 7-G) da dissimilaridade composicional, enquanto as variáveis ambientais e custos de dispersão, analisados isoladamente foram, respectivamente, de 5,27% e 4,53% (Figuras 7-H e 7-I).

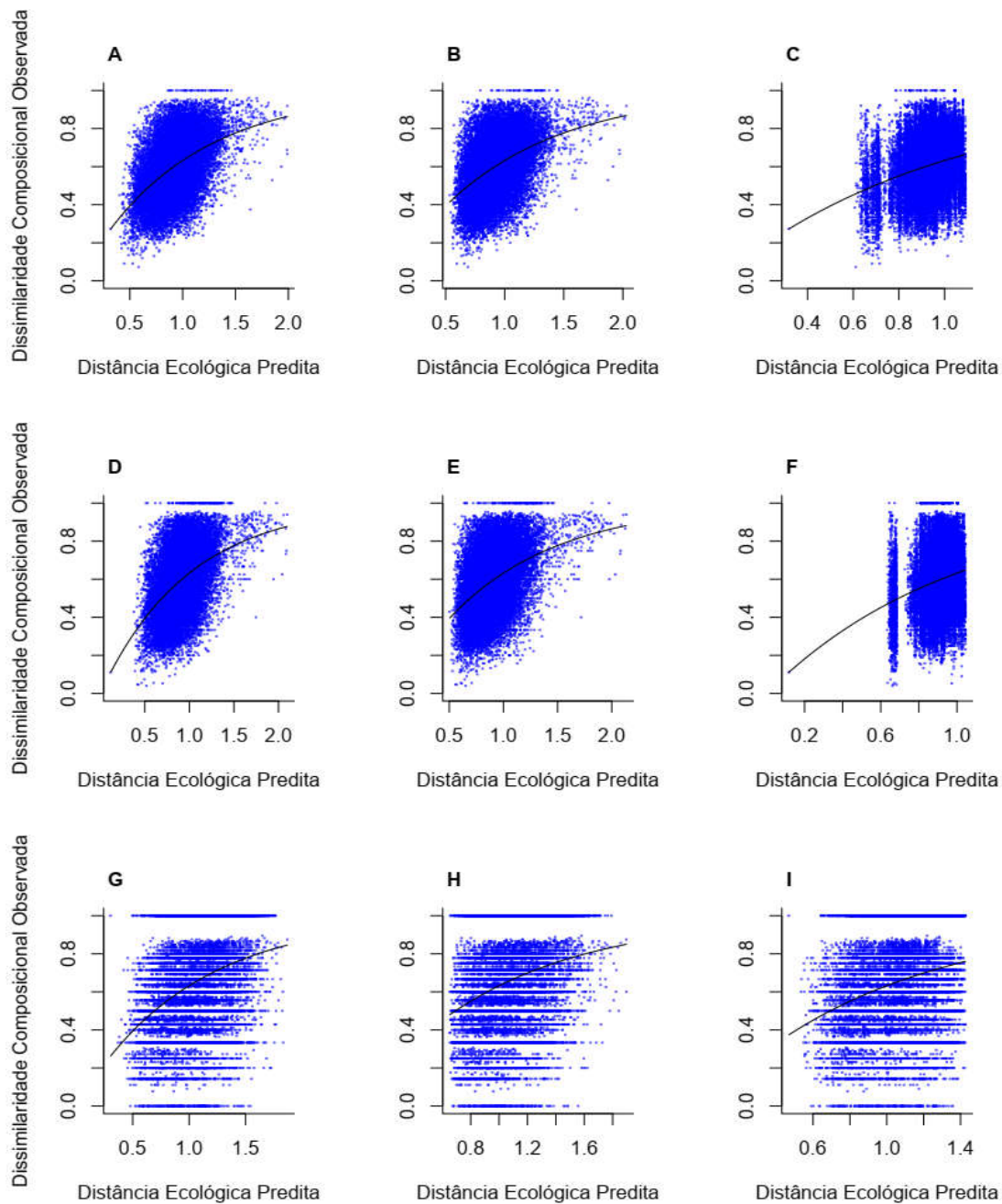


Figura 7. Modelos de dissimilaridade generalizados para todas as espécies (nativas e não nativas) (A, B e C) sendo (A) modelo incluindo todas as variáveis preditoras (ambientais e custos de dispersão), (B) incluindo somente as variáveis preditoras ambientais e (C) incluindo somente os custos de dispersão. As figuras D, E e F representam modelos de dissimilaridade generalizados incluindo somente espécies

nativas, sendo que (D) representa todas as variáveis preditoras (ambientais e de custo de dispersão), (E) incluindo somente as variáveis ambientais e (F) incluindo somente os custos de dispersão. As figuras G, H e I representam modelos de dissimilaridade generalizados incluindo somente espécies não nativas, sendo que (G) representa todas as variáveis preditoras (ambientais e de custo de dispersão), (H) incluindo somente as variáveis ambientais e (I) incluindo somente os custos de dispersão.

Os resultados das maiores taxas de substituição ao longo do gradiente para o gdm, incluindo espécies nativas e não nativas, foram encontradas para as variáveis de área de drenagem (Figura 8-B), declividade local (Figura 8-D) e média das diferenças de elevação (Figura 8-J). O mesmo padrão se repete nos resultados da análise de gdm incluindo somente as espécies nativas (Figuras 9-B, 9-D e 9-J). Para as espécies não nativas as maiores taxas de substituição são observadas para as variáveis de declividade local (Figura 10-A) e a média das diferenças de elevação (Figura 10-B).

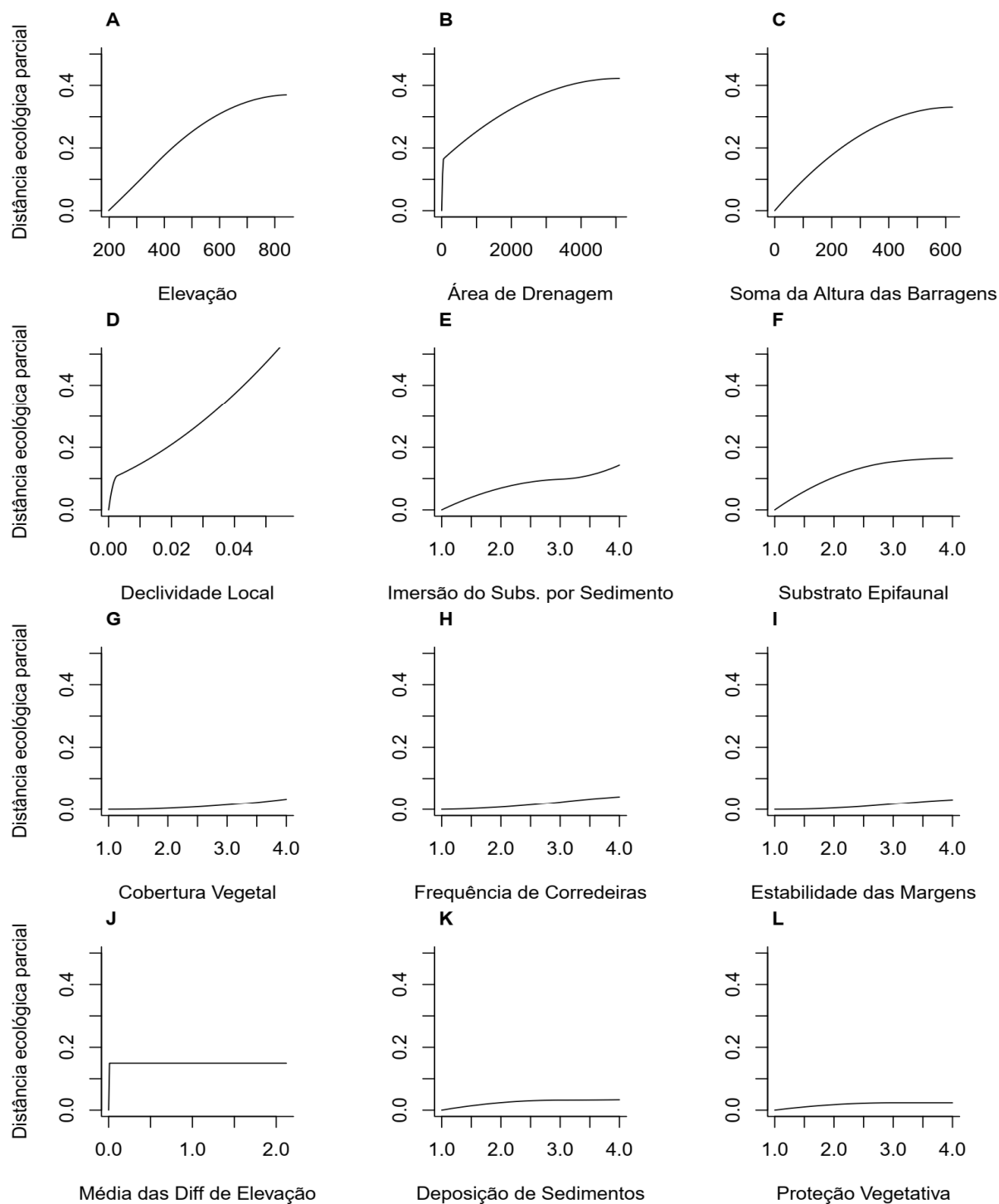


Figura 8. Funções da distância ecológica e dos gradientes de cada variável preditora no modelo generalizado de dissimilaridade para espécies nativas e não nativas. O coeficiente de inclinação de cada curva representa a taxa de substituição de espécies dentro do gradiente ambiental ou de custo de

dispersão. Quanto maior é a distância ecológica parcial maior é a importância relativa da variável preditora.

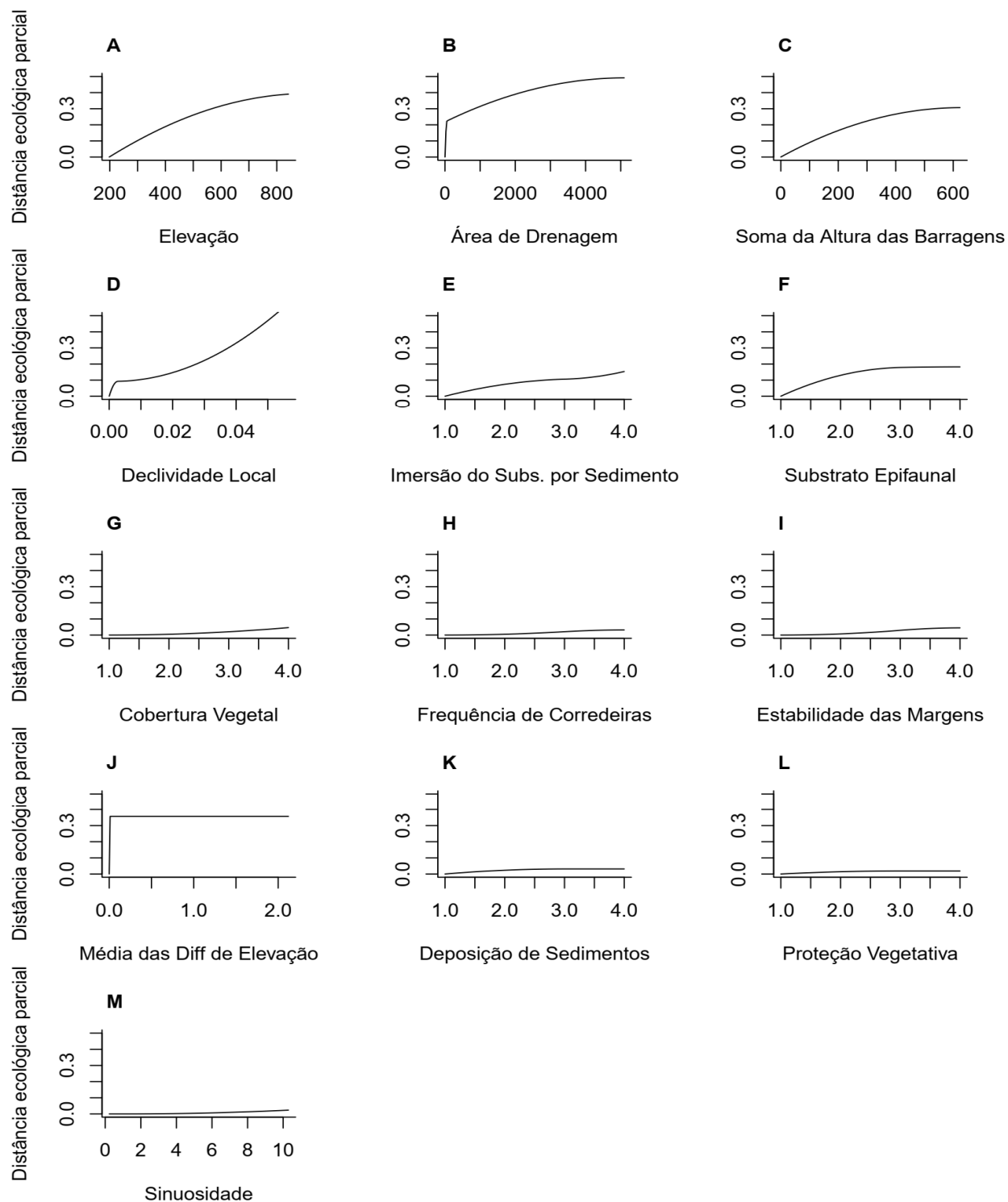


Figura 9. Funções da distância ecológica e dos gradientes de cada variável preditora no modelo generalizado de dissimilaridade para espécies nativas. O coeficiente de inclinação de cada curva representa a taxa de substituição de espécies dentro do gradiente ambiental ou de custo de dispersão. Quanto maior é a distância ecológica parcial maior é a importância relativa da variável preditora.

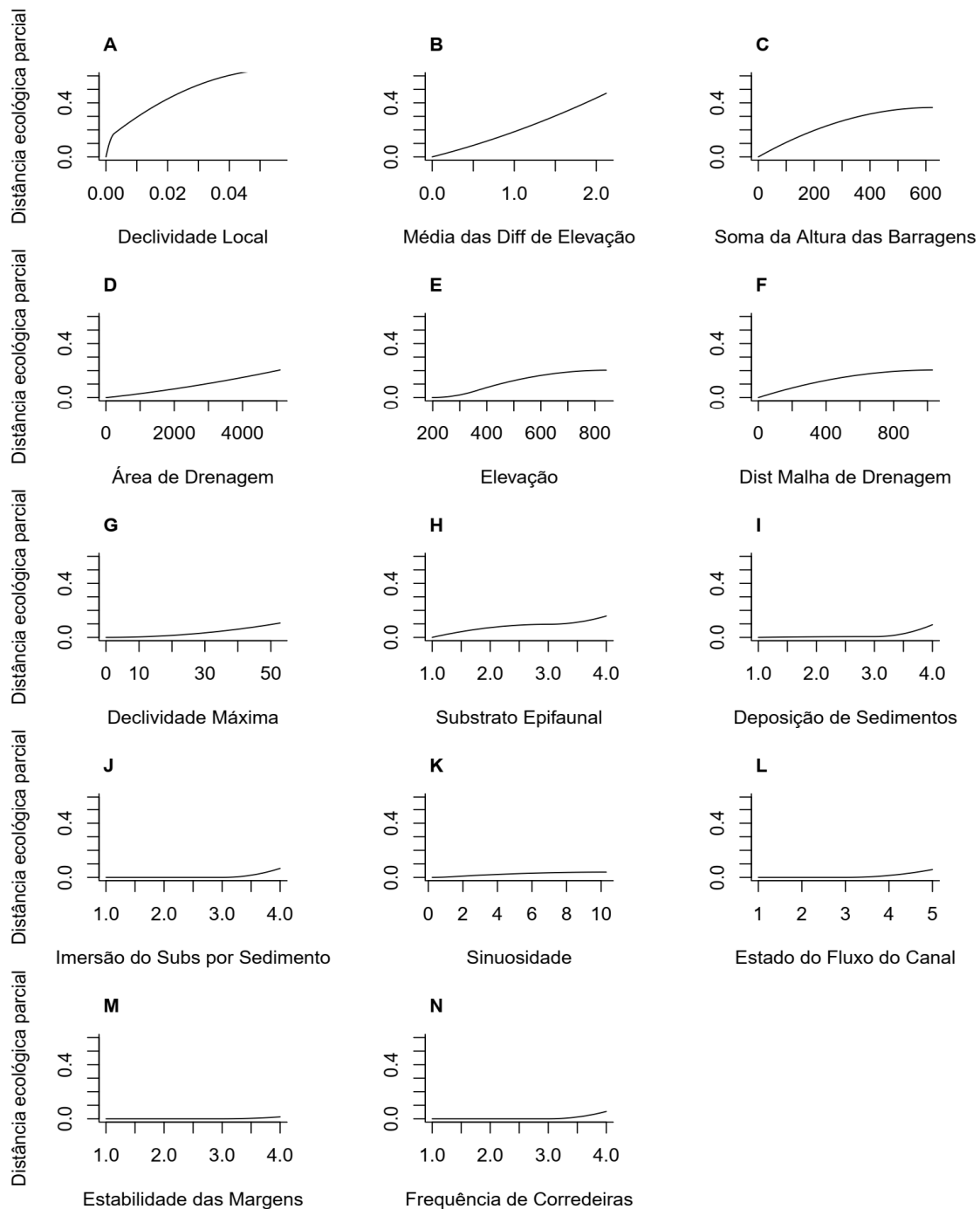


Figura 10. Funções da distância ecológica e dos gradientes de cada variável preditora no modelo generalizado de dissimilaridade para espécies não nativas. O coeficiente de inclinação de cada curva representa a taxa de substituição de espécies dentro do gradiente ambiental ou de custo de dispersão. Quanto maior é a distância ecológica parcial maior é a importância relativa da variável preditora.

Análise de custos de dispersão assimétricos e aninhamento

Os custos de dispersão e dissimilaridades assimétricas analisados com os testes de Mantel apresentaram valores de correlações baixos (Tabela 3). O maior valor de correlação foi detectado para o custo de dispersão da idade da barragem ou hidrelétrica mais antiga com a dissimilaridade assimétrica considerando o aninhamento entre comunidade de rio-abaixo aninhado com a comunidade de rio-acima (0,577) (Tabela 3). O segundo maior valor de correlação foi entre a soma das áreas de superfície inundada e a dissimilaridade assimétrica considerando o aninhamento entre comunidades de rio-acima com as comunidades de rio-abaixo (0,549) (Tabela 3). As duas correlações incluíram na medida de dissimilaridade assimétrica a presença de espécies nativas e não nativas. Os maiores valores de correlação entre custos de dispersão e dissimilaridade assimétrica incluindo somente espécies nativas foram os mesmos custos encontrados para espécies nativas e não nativas (0,547 para nativas e 0,546 para não nativas) (Tabela 3). O maior valor de correlação encontrado para dissimilaridade assimétrica de espécies não nativas foi com o custo de dispersão da distância pela malha de drenagem considerando o aninhamento entre comunidades de rio-acima com as comunidades de rio-abaixo (0,341) (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados dos testes de Mantel entre os custos de dispersão e dissimilaridade assimétrica. Distância = Distância pela malha de drenagem ($p = 0,001$; exceção para espécies não nativas no sentido $A \leftarrow B$ onde $p = 0,233$). Idade = Idade da barragem ou hidrelétrica mais antiga ($p = 0,001$). Altura = Soma das alturas das barragens e hidrelétricas ($p < 0,002$; exceção para espécies não nativas no sentido $A \rightarrow B$ onde $p = 0,097$). Superfície = Soma das áreas de superfície inundada ($p = 0,001$; exceção para espécies não nativas no sentido $A \leftarrow B$ onde $p = 0,007$). Média elev. = Média das diferenças de elevação ($p > 0,683$). Declividade Máx. = Valor de declividade máxima ($p = 0,001$; exceção para espécies não nativas no sentido $A \leftarrow B$ onde $p = 0,526$). Os sentidos indicam a direção do custo de dispersão assimétrico onde $A \rightarrow B$ indica aninhamento entre comunidades de rio-acima com as de rio-abaixo, $A \leftarrow B$ aninhamento entre comunidades de rio-abaixo com as de rio-acima e $A \leftrightarrow B$ considerando ambos sentidos de dispersão como medida de contraste de não-aninhamento.

	Sentido	Distância	Idade	Altura	Superfície	Média elev.	Declividade Max.
Espécies Nativas e Não Nativas	$A \rightarrow B$	0,429	0,372	0,313	0,278	-0,018	0,346
	$A \leftarrow B$	0,435	0,577	0,389	0,549	-0,239	0,281
	$A \leftrightarrow B$	0,394	0,436	0,322	0,382	-0,121	0,285
Espécies Nativas	$A \rightarrow B$	0,344	0,336	0,327	0,18	0,014	0,314
	$A \leftarrow B$	0,428	0,547	0,364	0,546	-0,227	0,287
	$A \leftrightarrow B$	0,367	0,422	0,328	0,351	-0,105	0,284
Espécies Não Nativas	$A \rightarrow B$	0,341	0,171	0,066	0,249	-0,0001	0,209
	$A \leftarrow B$	0,167	0,147	0,093	0,155	-0,057	0,096
	$A \leftrightarrow B$	0,161	0,147	0,093	0,155	-0,057	0,096

Discussão

Neste estudo analisei a importância relativa das variáveis ambientais e de custos de dispersão sobre a dissimilaridade de peixes em uma metacomunidade de ambiente lótico, considerando a sua natureza espacial dendrítica. Os fatores de maior relevância para os padrões de dissimilaridades encontrados foram relacionados ao gradiente ambiental, representados pela elevação, área de drenagem, declividade local, imersão do substrato por sedimento fino e substrato epifaunal. Os custos de dispersão em geral explicaram uma menor porcentagem da dissimilaridade composicional comparado com as variáveis ambientais. Entre as variáveis de custo de dispersão, o efeito da altura acumulada das barragens e hidrelétricas foi a mais importante. Variáveis ambientais e custos de dispersão associados foram responsáveis por 22,3% da dissimilaridade composicional observada para todas espécies, sendo elas nativas ou não. O gradiente ambiental explicou melhor a composição de espécies nativas do que a composição de espécies não nativas. Meus resultados não indicaram padrão de aninhamento das comunidades rio-acima dentro daquelas rio-abaixo.

As maiores taxas de substituição de espécies foram detectadas nas menores faixas do gradiente da área de drenagem, ou seja, entre riachos pequenos. Altas taxas de substituição entre comunidades de riachos menores podem estar relacionadas ao isolamento dessas comunidades que, em geral, estão localizados nas periferias da bacia hidrográfica (Brown & Swan 2010, Carrara *et al.* 2012). A taxa de substituição nas menores faixas do gradiente de elevação é constante. Visto que rios de maior ordem estão sempre presentes em regiões baixas, uma possível explicação para esse padrão seria de que rios principais são mais similares em composição. Todavia, riachos de pequena ordem podem estar em regiões periféricas da bacia ou conectados diretamente aos rios principais (Benda *et al.* 2004). Logo,

riachos de pequena ordem conectados diretamente aos rios principais também são representados nas menores faixas do gradiente de elevação. Consequentemente, riachos de pequena ordem conectados diretamente aos rios principais são mais similares aos rios principais do que com as demais comunidades de riachos de pequena ordem localizados em regiões altas da bacia (Hitt & Angermeier 2011). Essa similaridade de composição de espécies se dá pela influência de dispersores de rios principais em direção aos riachos de pequena ordem conectados diretamente a eles (Dala-Corte *et al.* 2016).

A elevação e a área de drenagem são variáveis que expressam características do hábitat e possuem considerável influência na composição das espécies de peixes em ambientes lóticos. As características ambientais têm sido constatadas como os fatores mais importantes para explicação dos padrões de dissimilaridade em metacomunidade de peixes em sistemas lóticos (Datry *et al.* 2016, Zbinden & Matthews 2017, López-Delgado *et al.* 2018). A área de drenagem e a elevação também foram constatadas como fatores importantes para outros organismos em ambientes lóticos, como por exemplo efemerópteros, tricópteros e plecópteros (Altermatt *et al.* 2013). A elevação também influencia fatores locais como a temperatura. O aumento da riqueza de espécies de peixes em comunidades locais está associado ao aumento da área de drenagem (Taylor 1997, Matthews & Robison 1998, Altermatt *et al.* 2013). A área de drenagem, além de ser uma variável relacionada ao tamanho do hábitat (atributo ambiental), é também um indicador do posicionamento das comunidades (atributo espacial) (Altermatt *et al.* 2013, Miranda *et al.* 2018).

A altura de barragens e hidrelétricas foi o único fator que atuou como custo de dispersão para as espécies de peixes. Os efeitos acumulativos das barragens e hidrelétricas além de reduzirem a conectividade hidrológica alteram as condições de sedimentação e da qualidade da água (Baxter 1977, Pringle 2003). Logo, o efeito acumulado dessas estruturas representa não somente um impedimento físico como também ambiental para dispersão. Por conseguinte, a hipótese de que resistências espaciais

pela malha de drenagem representam custos de dispersão se torna válida considerando a importância e os efeitos das barragens e hidrelétricas. Diferente de outros trabalhos que se restringiram em utilizar as distâncias pela malha de drenagem como preditor da influência espacial na metacomunidade (Datry *et al.* 2016, Cilleros *et al.* 2017, Zbinden & Matthews 2017, López-Delgado *et al.* 2018), o presente trabalho incluiu o efeito antropogênico e demonstrou a sua influência nos padrões de metacomunidade. Os custos de dispersão afetam de forma similar tanto as espécies nativas (4,45%) como também as espécies não nativas (4,53%). Subestimações ou superestimações da importância relativa dos fatores associados aos custos de dispersão não foram detectados uma vez que os custos de dispersão pouco influenciaram nos valores de dissimilaridade composicional.

Os meus resultados sobre a importância dos fatores ambientais, das taxas de substituição ao longo do gradiente e de porcentagem explicada da dissimilaridade composicional são diferentes para peixes nativos e não nativos. Espécies nativas foram mais influenciadas pelos filtros ecológicos (20,08%) do que as espécies não nativas (8,07%). Resultados semelhantes foram detectados em outras escalas espaciais e regiões biogeográficas (Olden *et al.* 2008, Sharma *et al.* 2011). A reduzida influência dos efeitos ambientais para determinar a composição das espécies não nativas indica que a presença dessas espécies é determinada por fatores humanos (Crossman 1991). Ainda, enquanto a declividade local foi o principal fator ambiental para explicar a dissimilaridade entre as comunidades de espécies não nativas (14,89%), a elevação foi o principal fator ambiental para explicação da dissimilaridade das espécies nativas (22,28%).

Padrões de aninhamento que poderiam estar associados aos efeitos assimétricos dos custos de dispersão ou com algum efeito indireto da estrutura dendrítica não foram detectados. O padrão não aninhado das comunidades rio-acima com as comunidades rio-abaixo está associado a discontinuidade do habitat e aos filtros ambientais (Zbinden & Mathews 2017). Embora, as comunidades rio-abaixo possuam maior riqueza de espécies do que as comunidades rio-acima, as espécies de peixes presentes

em comunidades rio-acima são substituídas por outras espécies conforme as mudanças do gradiente ambiental (Zbinden & Mathews 2017, Miranda *et al.* 2018). Além disso, padrões de aninhamento podem ser reduzidos em metacomunidades expostas a muitos efeitos antropogênicos (Shukla & Bhat 2017). Barragens e hidrelétricas desconectam as comunidades (Agostinho *et al.* 2007, Pelicice *et al.* 2015), limitando a dispersão independente se a direção seja no sentido rio-acima ou rio-abaixo (Perkin & Gido 2012).

Uma possível explicação para a falta de efeito da maioria dos custos de dispersão pode estar relacionada às estratégias de história de vida de alguns grupos funcionais de peixes. As espécies podem ser divididas em grupos funcionais conforme as suas características relacionadas às estratégias de história de vida, o que inclui atributos relacionados à dispersão (Winemiller 2005, Mims & Olden 2013). Por exemplo, o tamanho corporal geralmente está relacionado a dispersão, onde espécies de maior tamanho corporal possuem maior capacidade dispersão do que espécies menores (De Bie *et al.* 2012). Os fatores ambientais em conjunto com os fatores históricos são componentes fundamentais na determinação das comunidades (Hoeninghaus *et al.* 2007).

Os meus resultados dão suporte a hipótese do posicionamento de redes, uma vez que a hipótese diz que rios principais são comunidades influenciadas principalmente por efeitos de massa e riachos de cabeceira são influenciados principalmente por filtros ambientais. No entanto, existem trabalhos cujo resultados divergem sobre a detecção dos padrões da hipótese do posicionamento de redes (Schmera *et al.* 2018, Henriques-Silva *et al.* 2019). Entre os fatores que interferem nos padrões relacionados à hipótese está a heterogeneidade ambiental regional e o atributo espacial de conectividade (Henriques-Silva *et al.* 2019). As malhas hidrográficas possuem diversas conformações espaciais e consequentemente variações de conectividade. As variações de valores de conectividade podem interferir na interpretação das teorias de metacomunidade conforme avaliado experimentalmente por Ai *et al.* (2013).

Conclusão

Em metacomunidades de ambientes dendríticos, as relações entre teoria, padrões e processos ecológicos têm sido complexas, difíceis de estudar e de demonstrar. No presente estudo, as variáveis ambientais explicaram melhor a dissimilaridade composicional de espécies de peixes em ambientes lóticos do que as variáveis espaciais (representados pelos custos de dispersão). A elevação e a área de drenagem são as variáveis mais importantes para determinar a dissimilaridade composicional, embora padrões relacionados as essas variáveis possam expressar tanto efeitos ambientais quanto efeitos espaciais. Apesar dos meus resultados apresentarem padrões relacionados a hipótese de posicionamento de redes, ainda existe muita divergência a respeito da generalização da hipótese para distintas regiões biogeográficas ou bacias hidrográficas. A dissimilaridade composicional de espécies nativas e não nativas são influenciados por fatores ambientais distintos. Sendo as espécies nativas mais influenciadas pelos filtros ambientais do que as espécies não nativas. Os efeitos relacionados à altura das barragens e hidrelétricas representam custos de dispersão para peixes nas metacomunidades de ambientes lóticos.

Referências Bibliográficas

- Ai, D., Gravel, D., Chu, C. & Wang, G., (2013). Spatial structures of the environmental and of dispersal impact species distribution in competitive metacommunities. *Plos One*, 8, e68927.
- Agostinho, A. A., Marques, E. E., Agostinho, C. S., Almeida, D. A., Oliveira, R. J. & Melo, J. R. B. (2007). Fish ladder of Lajeado Dam: migrations on one-way routes?. *Neotropical Ichthyology*, 5, 121–130.

- Altermatt, F., Seymour, M. & Martinez, N. (2013). River network properties shape alpha-diversity and community similarity patterns of aquatic insects communities across major drainage basins. *Journal of Biogeography*, 40, 2249–2260.
- Baxter, R. M. (1977). Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 255–283.
- Bélisle, M. (2005). Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology*, 86, 1988–1995.
- Benda, L. E. E., Poff, N. L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G. & Pollock, M. (2004). The Network Dynamics Hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *Bioscience*, 54, 413–427.
- Brown, B. L., Sokol, E. R., Skelton, J. & Tornwall, B. (2017). Making sense of metacommunities: dispelling the mythology of a metacommunity typology. *Oecologia*, 183, 643–652.
- Brown, B. L. & Swan, C. M. (2010). Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 571–580.
- Brown, B. L., Swan, C. M., Auerbach, D. A., Grant, E. H. C., Hitt, N. P., Maloney, K. O. & Patrick, C. (2011). Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 30, 310–327.
- Campbell Grant, E. H., Lowe, W. H. & Fagan, W. F. (2007). Living in the branches: Population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10, 165–175.

- Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I. & Rinaldo, A. (2012). Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 5761–5766.
- Carrara, F., Rinaldo, A., Giometto, A. & Altermatt, F. (2014). Complex Interaction of Dendritic Connectivity and Hierarchical Patch Size on Biodiversity in River-Like Landscapes. *The American Naturalist*, 183, 13–25.
- Cilleros, K., Allard, L., Vigouroux, R. & Brosse, S. (2017). Disentangling spatial and environmental determinants of fish species richness and assemblage structure in Neotropical rainforest streams. *Freshwater Biology*, 62, 1–14.
- Crossman, E. J. (1991). Introduced freshwater fishes: a review of the North American perspective with emphasis on Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 46–57.
- Csárdi, G (2018). Network Analysis and Visualization. R package version 1.2.1.
- Dala-Corte, R. B., Becker, F. G. & Melo, A. S. (2016). The importance of metacommunity process for long-term turnover of riffle-dwelling fish assemblages depends on spatial position within a dendritic network. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(1), 101–115.
- Datry, T., Melo, A. S., Moya, N., Zubieta, J., De la Barra, E. & Oberdorff, T. (2016). Metacommunity patterns across three Neotropical catchments with varying environmental harshness. *Freshwater Biology*, 61, 277–292.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, K., Van Wichelen, J., Vyverman, W. & Declerck, S. A. J. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15, 740–747.

- Eros, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A. & Bíró, P. (2012). Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in a human-modified landscape. *Freshwater Biology*, 57, 1914–1928.
- Fagan, W. F. (2002). Connectivity, Fragmentation, and Extinction Risk in Dendritic Metapopulations. *Ecology*, 83, 3243–3249.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J. & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 13, 252–264.
- Fuller, P. & Benson, A. (2016). Nonindigenous Aquatic Species Database: *U.S. Geological Survey. USGS Wetland and Aquatic Research Center*. (<http://nas.er.usgs.gov>). Acessado em Novembro, 2018.
- Heino, J., Melo, A. S. & Bini, L. M. (2015a). Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60, 223–235.
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S. & Bini, L. M. (2015b). Metacommunity organization, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60, 845–869.
- Henrique-Silva, R., Logez, M., Reynaud, N., Tedesco, P. A., Brosse, S., Januchowski-Hartley, R., Oberdorff, T. & Argillier, C. (2019). A comprehensive examination of the network position hypothesis across multiple river metacommunities. *Ecography*, 42, 284–294.
- Hitt, N. P. & Angermeier, P. L. (2011). Fish community and bioassessment responses to stream network position. *Journal of the North American Benthological Society*, 30, 296–309.

- Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K.O. & Birnbaum, J. S. (2007). Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34(2), 324–338.
- Hubbell, S. P. (2001). The unified neutral theory of species abundance and diversity. *Princeton University Press*, 79: 96–97.
- Keck, B. P., Marion, Z. H., Martin, D. J., Kaufman, J. C., Harden, C. P., Schwartz, J. S. & Strange, R. J. (2014). Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. *Plos One*, 9(3), e93237.
- Keck, B. P., Marion, Z. H., Martin, D. J., Kaufman, J. C., Harden, C. P., Schwartz, J. S., Strange, R. J. (2014). Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. *Dryad Digital Repository*.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilam, D., Loreau M. & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology. Letters.*, 7, 601–613.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73(6), 1943–1967.
- Logue, B., Mouquet, N. & Peter, H. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 482–491.
- López-Delgado, E. O., Winemiller, K. O. & Villa-Navarro, F. A. (2018). Do metacommunity theories explain spatial variation in fish assemblage structure in a pristine tropical river?. *Freshwater Biology*, 1–13.
- Loreau, M. & Mouquet, N. (1999). Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist*, 154, 427–440

- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography. *Princeton University Press*.
- Manion, G., Lisk, M., Ferrier, S., Nieto-Lugilde, D., Mokany, K. & Fitzpatrick, M. C. (2018). Generalized Dissimilarity Modeling. R package version 1.3.11.
- Matthews, W. J. & Robison, H. W. (1998). Influence of drainage connectivity, drainage area and regional species richness on fishes of the interior highlands in Arkansas. *The American Midland Naturalist*, 139, 1–19.
- Mims, M. C. & Olden, J. D. (2013). Fish assemblages respond to altered flow regimes via ecological filtering of life history strategies. *Freshwater Biology*, 58, 50–62.
- Miranda, L. E., Killgore, K. J. & Slack, W. T. (2018). Spatial organization of fish diversity in a species-rich basin. *River Research and Applications*, 1–9.
- Miyazono, S. & Taylor, C. M. (2013). Effects of habitat size and isolation on species immigration-extinction dynamics and community nestedness in a desert river system. *Freshwater Biology*, 58, 1303–1312.
- Muneepeerakul, R., Bertuzzo, E., Lynch, H. J., Fagan, W. F., Rinaldo, A. & Rodriguez-Iturbe, I. (2008). Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. *Nature*, 453, 220–222.
- NASA Jet Propulsion Laboratory (JPL) (2013). NASA Shuttle Radar Topography Mission United 1 arc second. Version 3. *USGS Earth Resources Observation and Science (EROS) Center*. (<https://earthexplorer.usgs.gov>). Acessado em Novembro, 2017.
- Newman, M. (2010). Networks: an introduction. *Oxford University Press*.

- Olden, J. D., Jackson D. A., Peres-Neto, P. R. (2001). Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia*, 127, 572–585.
- Olden, J. D., Kennard, M. J. & Pusey, B. J. (2008). Species invasion and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 25–37.
- Pellicice, F. M., Pompeu, P. S., Agostinho, A. A. (2015). Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16, 697–715.
- Perkin, J. S. & Gido, K. B. (2012). Fragmentation alters stream fish community structure in dendritic ecological networks. *Ecological Applications*, 22, 2176–2187.
- Quantum GIS Development Team, (2017). Quantum GIS Geographic Information System. *Open Source Geospatial Foundation Project*. <http://grass.osgeo.org>.
- Rahel, F. J. (2007). Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52, 696–710.
- R Development Core Team (2018). R: A language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna*. Available at: <http://www.r-project.org>
- Ruggiero, A., Lawton, J. H. & Blackburn, T. M. (1998). The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography*, 25(6), 1093–1103.
- Schmera, D., Árva, D., Boda, P., Bódis, E., Bolgovics, A., Bórics, G., Cserecsa, A., Deák, C., Krasznai, E. A., Lukács, B. A., Mauchart, P., Móra, A., Sály, P., Specziár, A., Suveges, K., Szivák, I., Takács, P., Tóth, M., Várbíró, G., Vojtkó, A. E. & Eros, T. (2018). Does isolation influence the

relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshwater Biology*, 63, 74–85.

Sharma, S., Legendre, P., Cáceres, M. & Boisclair, D. (2011). The role of environmental and spatial process in structuring native and non-native fish communities across thousands of lakes. *Ecography*. 34, 762–771.

Shmida, A. & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.

Shukla, R. & Bhat, A. (2018). Nestedness patterns and dispersal dynamics in tropical central Indian stream fish metacommunity. *Freshwater Science*, 37, 147–158.

Taylor, C. M. (1997). Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position. *Oecologia*, 110, 560–566.

Torrente-Vilara, G., Zuanon, J., Leprieur, F., Oberdorff, T. & Tedesco, P. A. (2011). Effects of natural rapids and waterfalls on fish assemblage structure in the Madeira River (Amazon Basin). *Ecology of Freshwater Fish*, 20, 588–597.

U. S. Geological Survey USGS (2006). USGS Small-scale Dataset – Major Dams of the United States. *USGS National Geospatial Program*. (<https://www.usgs.gov/core-science-systems/national-geospatial-program>). Acessado em Novembro, 2018.

Vellend, M., Srivastava, D. S., Anderson, K. M., Brown, C. D., Jankowski, J. E., Kleynhans, E. J., Kraft, N. J. B., Letaw, A. D., Macdonald, A. A. M., Maclean, J. E., Myers-Smith, I. H., Norris, A. R. & Xue, X. (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123, 1420–1430.

- Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 872–875.
- Winemiller, K. O., López-Fernández, H., Taphorn, D. C., Nico, L. G. & Duque, A. B. (2008). Fish assemblages of the Casiquiare River, a corridor and zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. *Journal of Biogeography*, 35, 1551–1563.
- Zbinden, Z. D. & Matthews, W. J. (2017). Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. *Freshwater Biology*, 62, 1460–1471.

Apêndice

Apêndice 1 – Valores de correlações de Pearson (r) entre as variáveis ambientais com p-valorers menores que 0,01. Decliv = declividade, Sinuos = sinuosidade, Elevação = elevação, AreaDren = área de drenagem, EstabMar = estabilidade das margens, Vegetal = proteção vegetativa, Canal = estado do fluxo do canal, ISPF = imersão do substrato por sedimento fino, SubEpi = substrato epifaunal, Freq = frequência de corredeiras, CobVeg = cobertura vegetal sobre o rio ou riacho, ZonaRip = largura da zona vegetativa ripária, SedDep = sedimentos depositados.

	Decliv	Sinuo	Elevação	AreaDren	EstabMar	Vegetal	Canal	ISPF	SubEpi	Freq	CobVeg	ZonaRip	SedDep
Decliv	1	0.028	0.194	-0.414	0.186	0.147	0.127	0.189	0.121	0.33	-0.062	0.175	0.206
Sinuos	0.028	1	-0.088	-0.141	-0.087	-0.01	0.077	0.025	0.018	0.038	-0.019	0.066	-0.053
Elevação	0.194	-0.088	1	-0.01	0.23	0.166	0.034	0.088	0.271	0.293	0.067	-0.12	0.089
AreaDren	-0.414	-0.141	-0.01	1	0.283	0.136	0.026	0.252	0.058	-0.095	0.136	0.097	0.168
EstabMar	0.186	-0.087	0.23	0.283	1	0.697	0.283	0.504	0.34	0.362	0.201	0.431	0.442
Vegetal	0.147	-0.01	0.166	0.136	0.697	1	0.342	0.4	0.266	0.248	0.147	0.514	0.295
Canal	0.127	0.077	0.034	0.026	0.283	0.342	1	0.181	0.042	0.15	0.153	0.298	0.202
ISPF	0.19	0.025	0.088	0.252	0.504	0.4	0.181	1	0.272	0.315	0.216	0.373	0.547
SubEpi	0.121	0.018	0.271	0.058	0.34	0.266	0.042	0.272	1	0.567	0.297	0.133	0.093
Freq	0.33	0.038	0.293	-0.095	0.362	0.248	0.15	0.315	0.567	1	0.273	0.241	0.206
CobVeg	-0.062	-0.019	0.067	0.136	0.201	0.147	0.153	0.215	0.297	0.273	1	0.042	0.039
ZonaRip	0.175	0.066	-0.12	0.097	0.431	0.514	0.298	0.373	0.133	0.241	0.042	1	0.229
SedDep	0.206	-0.052	0.089	0.168	0.442	0.295	0.202	0.547	0.092	0.206	0.04	0.228	1

Apêndice 2 – Valores de correlações de Pearson (r) entre as variáveis de custos de dispersão com p-valores menores que 0,01. Altura = soma da altura das barragens e hidrelétricas, Superfície = soma da área de superfície inundada, Idade = valor máximo da idade de construção, ElevMax = valor máximo de diferença de elevação, ElevMédia = média das diferenças de elevação, DPElev = desvio padrão das diferenças de elevação, DecliMax = valor máximo de declividade, DecliMédia = média dos valores de declividade, DPDecli = desvio padrão dos valores de declividade, Dist = distância entre locais de coleta pela malha de drenagem. Os valores em vermelho representam correlações maiores que 0,7 ou menores que -0,7.

	Altura	Superfície	Idade	ElevMax	ElevMédia	DPElev	DecliMax	DecliMédia	DPDecli	Dist
Altura	1	0,668	0,652	0,65	-0,092	0,201	0,625	0,017	0,099	0,679
Superfície	0,668	1	0,362	0,36	-0,467	-0,279	0,285	-0,381	-0,266	0,678
Idade	0,652	0,362	1	0,466	0,103	0,312	0,594	0,228	0,317	0,411
ElevMax	0,65	0,36	0,466	1	0,135	0,52	0,724	0,244	0,375	0,376
ElevMédia	-0,092	-0,467	0,103	0,135	1	0,792	0,267	0,899	0,793	0,022
DPElev	0,201	-0,279	0,312	0,52	0,792	1	0,584	0,808	0,821	0,009
DecliMax	0,625	0,285	0,594	0,724	0,267	0,584	1	0,4	0,527	0,426
DecliMédia	0,01	-0,381	0,228	0,244	0,899	0,808	0,4	1	0,945	0,076
DPDecli	0,099	-0,266	0,317	0,375	0,793	0,821	0,527	0,945	1	0,117
Dist	0,679	0,678	0,411	0,376	0,022	0,009	0,426	0,076	0,117	1