



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

Decaimento de similaridade em metacomunidades de peixes em riachos: efeitos  
de dissimilaridades ambientais, distância geográfica e barreiras físicas

**Laís Bohrer Mozzaquattro**

Porto Alegre, Maio de 2014

Decaimento de similaridade em metacomunidades de peixes em riachos: efeitos de dissimilaridades ambientais, distância geográfica e barreiras físicas

**Laís Bohrer Mozzaquattro**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo

Comissão Examinadora

Profa. Dra. Fabiana Schneck (FURG)

Prof. Dr. Fabio de Oliveira Roque (UFMS)

Prof. Dr. Fernando Gertum Becker (UFRGS)

Porto Alegre, Maio de 2014

**Agradecimentos:**

Esta página é dedicada a todas as pessoas que de alguma forma participaram e tornaram estes pouco mais de dois anos intensos, frutíferos e inesquecíveis.

Agradeço ao meu orientador, Adriano Sanches de Melo, primeiramente em aceitar o desafio que é uma orientação à distância e por tornar este trabalho possível. Por me incentivar a fazer algo novo, a buscar novos conhecimentos e me apresentar novas ferramentas (Nunca imaginei que eu seria capaz de programar tantas análises no R!). Agradeço por acreditar em mim, responder prontamente todos meus questionamentos, me ajudar sempre e "puxar minhas orelhas" sempre que mereci, mesmo estando a mais de 2000 Km de distância. Serás sempre um exemplo de profissional para mim, dedicado, organizado e interessado em seu trabalho.

Agradeço ao Victor Lemes Landeiro, pelas discussões frutíferas durante o desenvolvimento do trabalho, principalmente na programação das análises de dados.

Ao Fernando Gertum Becker (Fritz), por me acolher e me convidar a fazer parte do LECOPAI, juntamente com o Renato, a Taís, a Bruna, a Júlia, ao Mateus Camana, ao Mateus Dalmolin, Obrigado pela amizade de todos, pelos cafés depois do almoço, pelas discussões de artigos, pelas noites no Campus do Vale assistindo aula de ArcGis sempre com muita animação e por assistirem os treinos de apresentações. Ao Renato, que além de colega na Ecologia, também é irmão de orientador, por me incentivar a trabalhar com peixes, me ensinar métodos de

campo e me apresentar à fauna ictiológica de Maquiné. À Taís e a Bruna por me salvarem sempre que tive dúvidas de geoprocessamento.

Meu agradecimento especial para todos que me auxiliaram nos campo. Em primeiro lugar ao meu pai, Carlos Mozzaquattro, que inicialmente iria a campo somente por estar emprestando o carro, mas que desde a amostragem de peixes ainda no verão e depois nos dias de campo gelados em um dos invernos mais frios dos últimos anos, ajudou levantando pedras e caminhado por grande parte dos 85 Km percorridos nos riachos da bacia do Maquiné. Obrigado pelo apoio, por dedicar os seus primeiros meses de folga depois de tantos anos de trabalho a me ajudar neste mestrado. Sem você estes campos não seriam possíveis. Obrigado a minha mãe, Lilian Bohrer, por ajudar em uma das saídas como motorista, mas principalmente por todo apoio emocional durante estes dois anos de mestrado. Obrigada aos demais colegas que auxiliaram em campo de peixes: Renato, Bruna, Júlia e Mateus Camana. Com vocês levantar pedras foi com certeza muito mais divertido! Aos que ajudaram nos nada fáceis campos de arestas, que entraram comigo nas águas geladas do Maquiné medindo poções e corredeiras, caindo, levantando e continuando a medir. Muito obrigada Carlos, Mateus Camana, Elise, Fabrício, Débora e Alessandry.

Agradeço ao Matias e Leonira Dalpiaz pela ótima estadia no Sítio da Amizade em Maquiné, pelas histórias contadas e pela disposição em ajudar sempre.

Aos professores do PPG Ecologia, pelos ensinamentos valiosos ao longo das disciplinas.

Aos colegas do PPG, agradeço pela amizade, pelas discussões ecológicas no ônibus depois das disciplinas, pelos encontros na Cidade Baixa e pelos

churrascos na garagem da Eco, pela paciência e esforço conjuntos nos dias do curso de campo. A amizade de vocês com certeza fez estes dois anos serem muito mais agradáveis!

Agradeço aos meus “irmãos” de orientador, Ana, Sílvia, Renato, Carol e Luciano pela amizade, pela troca de ideias e pelo companheirismo. Agradeço a Carol e ao Luciano por nos recepcionarem tão bem na UFG. À Carol e sua família, agradeço pela amizade e pelo carinho ao me receber em sua casa durante o tempo que estive em Goiânia antes do curso de programação em R em Pirenópolis.

Agradeço ao Alessandry Barbieri, por estar sempre ao meu lado, até em um dos campos quando precisei, pelas conversas sobre programação, por ser companheiro tão dedicado, pelo carinho e compreensão.

À minha irmã Bruna, com quem morei durante este período pela amizade e apoio.

À professora Sandra Hartz, pelo acolhimento no PPG, pelo apoio sempre que necessário, pelas sugestões e na disciplina de Seminários, pelo excelente trabalho na coordenação do PPG.

À Silvana, por resolver todas as questões burocráticas com eficiência e simpatia.

À Capes pela bolsa de Mestrado concedida.

## Sumário

Agradecimentos: .....	ii
Sumário .....	v
Lista de Figuras.....	vi
Lista de Tabelas.....	viii
Resumo .....	ix
Abstract .....	xi
1. Introdução .....	1
2. Material e métodos.....	10
2.1. Área de Estudo.....	10
2.2. Desenho amostral.....	14
2.3. Coleta de Dados .....	17
2.3.1. Peixes.....	17
2.3.2. Variáveis ambientais locais .....	19
2.2.3. Variáveis de custo para dispersão.....	21
2.4. Análise de Dados.....	23
3. Resultados .....	27
4. Discussão.....	35
5. Referências Bibliográficas.....	44

## Lista de Figuras

- Figura 1 – Localização da Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné e suas principais sub-bacias. Os pontos indicam a sede do município de Maquiné e a sede do Distrito de Barra do Ouro. .... 12
- Figura 2 - Modelo digital de terreno da bacia hidrográfica do rio Maquiné, Rio Grande Sul. .... 13
- Figura 3 - Localização dos trechos de corredeiras onde foram coletados dados de composição de peixes e variáveis ambientais de habitat. Bacia do Rio Maquiné, Rio Grande do Sul. As legendas dos trechos amostrados encontram-se na Tabela 1. .... 15
- Figura 4 – Vértices das sub-bacias dos riachos Forqueta e Carvão, delimitando as arestas. Forcab, Foral, Formealt, Forme e Carvão são pontos de amostragem da comunidade de peixes. V1, V2, V3, V4, V5 e V21 são vértices referentes a confluências observadas em campo. .... 16
- Figura 5 - Representação esquemática das medidas realizadas para a obtenção das variáveis de habitat local. Os pontos em preto representam as medidas de profundidade equidistantes em cada transecto e os quadrados representam a estimativa visual da porcentagem de cobertura de classes de tamanho de substrato. .... 20
- Figura 6 - Modelo de grafo da Bacia Hidrográfica do Maquiné. Pontos indicam vértices, setas indicam as arestas. .... 24
- Figura 7- Histograma das riquezas espécies observada em cada trecho de corredeira (comunidade local) ..... 28
- Figura 8 - Abundância total de indivíduos das 11 espécies de peixes coletas nos 31 trechos de coleta da bacia do rio Maquiné..... 28
- Figura 9 – Ordenação Multidimensional Não Métrica (NMDS) utilizando dissimilaridades de Bray-Curtis da composição e abundância relativa de espécies (Stress = 0,094). A - Os números de 1 a 31 indicam o ranking do ponto de amostragem em relação ao tamanho de largura do canal. B – Escores das espécies em relação aos mesmos eixos da ordenação de..... 29
- Figura 10 - Relações entre a dissimilaridades biológicas (índice de Bray-Curtis) das comunidades com as dissimilaridades ambientais dos pontos de coleta..... 30

Figura 11 - Relações entre as dissimilaridades biológicas (índice de Bray-Curtis) das comunidades com as dissimilaridades ambientais dos pontos de coleta..... 31

Figura 12- Relações entre a dissimilaridades biológicas (índice de Bray-Curtis) das comunidades com as distâncias de custo à dispersão, considerando que todas as variáveis de custo tenham a mesma contribuição de efeito. .... 32

Figura 13- Histograma dos valores de correlações parciais entre as dissimilaridades biológicas e dissimilaridade de custos em suas 6561 combinações de pesos. .... 33

Figura 14 - Frequência dos valores de correlação entre treino e teste representando a concordância entre os conjuntos ..... 35

Apêndice 1 - Figura esquemática mostrando o procedimento de multiplicação de cada combinação de pesos pela matriz de custos, sua incorporação no grafo da bacia e o cálculo da correlação com a matriz de distâncias biológicas (Y) através de Mantel parcial, removendo o efeito da dissimilaridade ambiental (Z). Este procedimento foi repetido por 6561 vezes, até que todas as combinações de pesos possíveis tenham sido utilizadas. .... 50

Apêndice 2 - Demonstração do sorteio dos subconjuntos treino (B),e teste (C) a partir da matriz de Distância de Custo com todas as 31 unidades amostrais (A). O subconjunto treino utiliza as dissimilaridades referente a 15 unidades amostrais sorteadas enquanto que o subconjunto teste utiliza as 16 unidades amostrais complementares..... 51



## Lista de Tabelas

Tabela 1 - Sítios de coleta de peixes, suas sub-bacias e códigos correspondentes .....	14
Tabela 2 - Lista das espécies observadas nos 31 sítios de coleta na Bacia do Rio Maquiné entre Outubro de 2012 e Março de 2013. ....	19
Tabela 3 - Variáveis de custos medidas nos trechos de riacho entre as comunidades locais, suas formas de medida, fórmulas de obtenção de das variáveis para cada aresta e suas unidades. ....	23
Tabela 4 – Valores de correlação de Pearson obtidas através de Mantel parcial entre a Dissimilaridade Biológica e Dissimilaridade Ambientais, após a remoção do efeito dos três diferentes tipos de distância abordados. ....	30
Tabela 5 - Valores de correlação de Pearson obtidos através de Mantel parcial entre a Dissimilaridade Biológica e as Distâncias geográficas, após a remoção do efeito do ambiente.....	31
Tabela 6 - Combinações de pesos de variáveis de custo com as maiores correlações parciais entre a matriz de distância de custo e as dissimilaridades biológicas, após remoção do efeito do ambiente. ....	33
Tabela 7- Combinações de pesos de variáveis de custo com as maiores correlações entre os conjuntos treino e teste.....	34

## Resumo

O conceito de metacomunidade de Leibold ressalta a importância que processos ocorrendo em diferentes escalas espaciais têm na estruturação de comunidades. Porém, este conceito é comumente ignorado no contexto de sistemas dendríticos, onde geralmente só existe um único canal de dispersão para alguns organismos, como é o caso de peixes de riachos. Uma métrica que pode ser utilizada para representar a conectividade em sistemas lóticos é derivada da teoria de grafos, onde a paisagem é representada como um conjunto de vértices conectados por arestas que unem funcionalmente os pares de vértices. O primeiro objetivo deste trabalho foi avaliar a importância dos efeitos ambientais e espaciais sobre o decaimento de similaridade entre comunidades locais de peixes bentônicos, utilizando três formas de representação da distância: Euclidiana, pelo curso d'água ou distância incorporando a resistência à dispersão. O segundo objetivo foi criar um modelo de conectividade (grafo) que maximize a explicação das similaridades entre as comunidades locais de peixes de corredeiras. Conduzi este estudo na bacia hidrográfica do Rio Maquiné, Litoral Norte do sul do Brasil, caracterizada por riachos de substrato pedregoso e águas transparentes. Estudei 31 comunidades locais, em trechos de corredeiras, e em cada uma obtive amostras da composição da fauna ictiológica através do método *kick sampling* e dados de caracterização do habitat local. Considerei estes pontos e as confluências da bacia como vértices, e os cursos d'água entre os pontos como arestas no modelo de grafos. Para representar a distância biológica entre as comunidades, utilizei a dissimilaridade de Bray-Curtis calculada a partir de dados de composição e abundância de espécies. Para representar os custos à

dispersão, calculei uma matriz de distância de custo a partir da análise de menores caminhos do grafo. A fim de testar a contribuição de cada variável de custo, testei os pesos de 0, 0,5 e 1 para cada uma das oito variáveis de custo em todas as suas combinações. Utilizei correlações parciais entre as matrizes biológicas e de custo, removendo o efeito ambiental. O decaimento da similaridade entre as comunidade locais apresentou uma correlação significativa com as dissimilaridades ambientais, e fraca e não significativa com a distância pelo curso dos riachos. As correlações parciais entre as dissimilaridades biológicas e a distância de custo (removido o efeito das dissimilaridades ambientais), foram baixas na maior parte das combinações de pesos. Obtive a maior correlação com as matrizes de distância de custo quando utilizei os pesos de 1 e 0,5 para altura máxima de barreiras e peso 0 para as demais. Entretanto, este padrão não se manteve após a validação do modelo. Concluo que, na escala de estudo adotada neste trabalho, a variação do ambiente é um fator importante e o espaço e o custo à dispersão não têm efeitos significativos para a explicação das similaridades ictiológicas entre as comunidades estudadas. Porém, outros fatores como chuva e enchentes, não avaliados neste estudo, podem estar atuando para o aumento da estocasticidade do sistema. Desta forma, não foi possível observar um padrão claro de preponderância de uma ou mais variáveis de custo.

## **Abstract**

The metacommunity concept highlights the importance of processes occurring in different spatial scale in the structure of communities. However, this concept is commonly ignored in the context of dendritic systems, where there is usually only one dispersal path available for some organism, such as stream dwelling fishes. A metric that can be used to represent the connectivity in lotic systems is derived from the graph theory, in which the landscape is represented by a group of nodes, connected functionally by edges. The first objective of this study was to evaluate the importance of environmental and spatial effects on the similarity decay between local communities of benthic fish, adopting three forms of distance representation: Euclidean, watercourse and distance incorporating resistance to dispersal. The second objective was to create a connectivity (graph) model that maximizes the explanation of the similarities between local fish communities. I conducted this study in Rio Maquiné basin, Northern Littoral of Rio Grande do Sul, characterized by gravel and boulder bed streams with transparent water. I studied 31 local communities each one consisting of riffle segments. I sampled the fish fauna using a kick sampling technique and obtained in each site environmental variables regarding the local habitat. These sites, along with the basin's confluences, were considered nodes and the water courses between them were considered edges on a graph model. In order to represent the biological dissimilarity among communities, I used the Bray-Curtis dissimilarity index, calculated using composition and abundance data. In order to represent the costs of dispersion, I calculated a distance matrix based on the graph shortest paths. To evaluate the contribution of each cost variable I tested the weights of 0, 0.5 and 1

to each one of the eight cost variable, in all their combinations. I used partial correlations between the biological and cost matrix, removing the environmental effect. The similarity decay between local communities was significantly correlated with the environmental dissimilarities and weakly and non-significantly related to the watercourse distance. The partial correlation between biological similarities and the cost distance (removing the environmental dissimilarities effects) were small in most of the weight combinations. The highest correlations with the distance cost matrices were obtained when I used weights 1 and 0.5 to the variable maximum height of barriers. However, this pattern was not maintained after a validation of the model. I conclude that, in the studied spatial scale, the environmental variation among sites is an important factor and the space and the costs to dispersion do not have important effects on the explanation of the fish similarities. It is possible that other variables not evaluated in this work, such as rain and floods, can contribute for the raise of stochasticity in this system. Hence it was not possible to observe a clear pattern of preponderance of one or more cost variables and, therefore, the similarity decay among communities was more related to the differences among local environment conditions.

## 1. Introdução

Ecólogos em geral definem comunidade como populações de diferentes espécies vivendo em uma mesma localidade no tempo e no espaço. Mesmo que esta definição não conote uma natureza de limites bem definidos, é muito comum estas unidades serem tratadas artificialmente como entidades fechadas, e as suas estruturas serem vistas como resultado apenas de condições ambientais locais e das interações entre os organismos presentes (Ricklefs 2008). Entretanto, comunidades que se desenvolvem em ambientes semelhantes serão necessariamente semelhantes? Muitas vezes isto não é observado (Jenkins & Buikema 1998; Ricklefs *et al.* 2006; Valente *et al.* 2011). São as chamadas anomalias de diversidade, implicando que fatores geográficos e históricos podem ser preponderantes na estruturação das comunidades, acima da influência de limitações ambientais locais (Ricklefs & Latham 1993).

Estas anomalias fazem sentido à luz da primeira lei da geografia de Tobler que diz: “Tudo está relacionado com tudo, porém, coisas mais próximas são mais relacionadas do que coisas distantes” (Tobler 1970). Influenciados por esta ideia, Nekola & White (1999) avaliaram o decaimento da similaridade com a distância, fenômeno ecológico ou biogeográfico em que a similaridade na composição entre assembleias locais decai à medida que a distância entre elas aumenta. Os autores apresentam dois modelos que geram o decaimento de similaridade com a distância: o modelo de diferença de nicho e o modelo de restrição espaço-temporal. O primeiro seria ocasionado pelo decréscimo na similaridade ambiental com a distância e a consequente seleção das espécies de acordo com suas

habilidades fisiológicas, sendo a composição de espécies definida pelo ambiente. O segundo modelo seria gerado principalmente pela configuração espacial, sendo o decaimento de distância relacionado com as diferentes resistências que as paisagens proporcionam ao movimento de organismos. As variações da resistência da paisagem ao movimento e a habilidade de dispersão sugerem uma interação entre a configuração espacial e o tempo: quanto maior a resistência ao movimento ou quanto menor a capacidade de dispersão do organismo, maior a quantidade de tempo requerida para o organismo cruzar um determinado espaço. Quando o tempo ou a dispersão são limitantes, as condições ambientais atuais não irão explicar na totalidade a distribuição das espécies ou a sua composição local, sendo estas determinadas também pela história e a natureza da disposição espacial dos habitats.

Exemplos deste efeito podem ser constatados em diversos estudos para uma grande variedade de ecossistemas (Nekola & White 1999; Soininen, McDonald & Hillebrand 2007; Bjorholm *et al.* 2008). Especificamente para ambientes de riachos, Astorga *et al.* (2012) observaram que todos os grupos taxonômicos avaliados (diatomáceas bentônicas, macroinvertebrados e briófitas aquáticas) foram mais controlados por fatores ambientais do que por limitação à dispersão. Porém, o nível deste controle ambiental variou principalmente de acordo com a habilidade de dispersão, e menos de acordo com o atributo de tamanho dos organismos. Espécies de macroinvertebrados com baixa capacidade de dispersão foram significativamente relacionadas com a distância geográfica, enquanto espécies com maior capacidade de dispersão (macroinvertebrados com fases adultas aladas) foram fortemente relacionadas com a dissimilaridade

ambiental. Em outras palavras, quando a dispersão não é limitante, o mecanismo preponderante seria o proposto pela hipótese de Bass Becking (1934 *apud* de Wit & Bouvier 2006) “tudo está em todo lugar, mas o ambiente seleciona”.

A fim de compreender melhor os efeitos de processos regionais, estes fatores começaram a ser explorados com maior atenção nas ciências ecológicas nas últimas décadas, levando ao surgimento de diversas teorias e conceitos enfatizando o efeito do espaço, como a teoria de metacomunidade (Leibold *et al.* 2004). Segundo esta teoria, uma metacomunidade é um conjunto de comunidades locais ligadas pela dispersão de múltiplas espécies que potencialmente interagem. Este conceito é uma síntese recente à teoria de ecologia de comunidades, que permitiu um avanço significativo para o entendimento de mecanismos da ecologia espacial (Logue *et al.* 2011) e, portanto, consiste em uma forma importante de pensar sobre ligações entre diferentes escalas espaciais em comunidades (Leibold *et al.* 2004). No contexto de metacomunidades, diversos estudos atuais (e.g., Heino 2013) avaliaram o efeito de mecanismos estruturadores por meio da partição da variância biológica, distinguindo um componente puramente ambiental [a], um componente puramente espacial [c], um componente ambiental estruturado espacialmente (ou compartilhado) [b], e a variação residual [d] (Borcard, Legendre & Drapeau 1992). Distinguir a importância destes diversos componentes é um objetivo central em estudos de metacomunidade (Brown *et al.* 2011) visto que alguns autores usam a proporção da variação explicada por cada um destes componentes para inferir potenciais fatores estruturadores da metacomunidade. Leibold *et al.* (2004) propõem quatro paradigmas que devem estruturar metacomunidades: i) dinâmica



de manchas (*patch-dynamic*), ii) teoria de nicho (*species sorting*), iii) efeitos de massa (*mass effect*) e a iv) perspectiva neutra (*neutral model*).

A perspectiva de dinâmica de manchas (*patch-dynamic*) assume que as manchas de habitat possuem as mesmas características, sendo a dinâmica espacial dominada por extinção local e colonização. O que torna possível a coexistência regional das espécies é o *trade-off* entre a capacidade competitiva e de dispersão das diversas espécies da metacomunidade.

A perspectiva da teoria de nicho (*species sorting*) enfatiza o gradiente ambiental. Nesta perspectiva, as diferenças ambientais são fortes o suficiente para selecionar quais as espécies serão mantidas na mancha de habitat. A dispersão ainda é importante porque permite que os organismos acompanhem as mudanças nas condições ambientais locais. Portanto, tanto a qualidade da mancha quanto a dispersão afetam a composição da comunidade local.

A perspectiva de efeito de massa requer manchas com condições variadas e altamente conectadas. Neste sistema, a extinção local de uma espécie pode ser evitada devido à imigração vinda de outras comunidades. Desta forma, algumas manchas onde uma determinada espécie é uma boa competidora funcionam com fonte de novos indivíduos enquanto que outras, onde a espécie seria extinta por exclusão competitiva, funcionam com um dreno. Assim, esta perspectiva enfatiza a dinâmica espacial.

Por fim, a perspectiva neutra, utiliza a premissa de todas as espécies possuem característica de competição, dispersão e *fitness* equivalentes (Hubbell 2001). Assim, os deslocamentos aleatórios realizadas pelos organismos alteram a

frequência relativa das espécies.. Assim este paradigma enfatiza a estocasticidade ecológica e a limitação da dispersão.

Logue *et al.* (2011) apresentam um esquema de integração destes quatro paradigmas, em que a neutralidade e a diferenciação de nicho podem ser vistos como dois extremos de um contínuo, sendo que as comunidades naturais estão posicionadas em algum lugar ao longo deste gradiente. Winegardner *et al.* (2012) apontam que a terminologia de Leibold *et al.* (2004) não reconhece explicitamente que dois destes paradigmas de metacomunidade (efeito de massa e dinâmica de manchas) são na verdade casos especiais do paradigma da teoria de nicho. Assim, estes autores propõe que devemos pensar as metacomunidades como neutras ou determinadas pelo nicho com dispersão limitada (dinâmica de manchas), eficiente (teoria de nicho) e alta (efeito de massa). Sendo que desta forma os termos capturam melhor os mecanismos causais, além de serem mais explícitos.

Mesmo levando em consideração o efeito de fatores espaciais e neutros para a estruturação de metacomunidades, grande parte dos estudos recentes encontrou uma preponderância dos efeitos ambientais e, portanto, ao paradigma da teoria de nicho (Cottenie 2005; Logue *et al.* 2011; Heino *et al.* 2012). Isto pode ser exemplificado por uma meta-análise com metacomunidade provenientes de diversos tipos de ecossistemas, com diferentes capacidades de dispersão, e com diferentes escalas para a área de estudo (Cottenie 2005). Neste estudo, o autor demonstrou que a maioria das metacomunidades são estruturadas pela dinâmica da teoria de nicho (*species sorting*), seguida de uma combinação de teoria de nicho (*species sorting*) com efeito de massa (*mass effect*). Esta segunda

conclusão (SS + ME) destaca a importância de incluir o espaço em todos os estudos de ecologia de comunidades. Ainda segundo a meta-análise de Cottenie (2005) enquanto os processos neutros foram os únicos processos estruturadores em apenas 8% das comunidades naturais coletadas, desprezar os processos neutros resultaria na perda de padrões importantes de 37% das comunidades estudadas.

Em grande parte dos estudos de metacomunidades, o efeito do espaço, representando a limitação à dispersão, geralmente é analisado por autovetores ortogonais (Dray, Legendre & Peres-Neto 2006). Nesta abordagem, matrizes espaciais são criadas a partir de coordenadas espaciais (latitude, longitude). Este tipo de abordagem metodológica é cada vez mais difundido, embora para alguns tipos específicos de habitat a perspectiva espacial ainda não tenha sido adequadamente aplicada. A distância euclidiana pode ser apropriada para organismos que dispersam sobre a terra, mas não condiz com a dispersão de organismos que vivem em sistemas lóticos, em que a dispersão ocorre preferencialmente por meio da rede hidrográfica (Landeiro *et al.* 2011), como é o caso de peixes.

Diversas abordagens podem ser usadas para representar a conectividade entre manchas de habitat. Uma destas abordagens é derivada da teoria de grafos (Jacobson & Peres-Neto 2009). Um grafo representa uma paisagem como um conjunto de vértices (e.g., manchas de habitat) conectados em algum grau por arestas que unem funcionalmente os pares de vértices (e.g., por dispersão) (Urban & Keitt 2001). Assim, esta abordagem pode ser utilizada para calcular todas as possíveis conexões entre pares de manchas utilizando dados de

dispersão e ferramentas de SIG (Sistema de Informações Geográficas) (Jacobson & Peres-Neto 2009). A maioria dos estudos é focada em sistemas caracterizados como paisagens de duas dimensões, como florestas, campos e sistemas de lagos (Altermatt 2013), tendo sido comumente ignorado no contexto de sistemas dendríticos aquáticos (Jackson, Peres-Neto & Olden 2001). Entretanto, a geometria dendrítica está amplamente presente nos sistemas ecológico e possuem estruturas e dinâmicas particulares que merecem atenção especial, já que diferem das redes em formato de grade em diversos pontos importantes: são redes lineares, com estrutura de ramificação hierárquica, os habitat são contíguos, sendo que todas as ramificações e conexões são habitat em potencial. Diferentemente das manchas relativamente discretas presentes na maioria dos outros sistemas de redes (e.g. lagos, fragmentos florestais, buracos de árvores), onde as ligações entre estes habitat (arestas dos grafos) são meramente representações de interações funcionais (Campbell Grant, Lowe & Fagan 2007).

Em tais estruturas dendríticas, como as bacias hidrográficas, a forma como o espaço é considerado é um fator fundamental para captar os padrões de estruturação da comunidade local (Baguette & Dyck 2007). Altermatt (2013) destaca mais algumas diferenças essenciais entre as chamadas “redes verdes” (ambientes bidimensionais) e “redes azuis” (ambientes dendríticos). Os modelos teóricos geralmente utilizados para as “redes verdes” são aproximações da paisagem em forma de uma estrutura de grade, onde cada nó representa um indivíduo ou uma comunidade. Visto desta forma, a dispersão local pode ocorrer para cada um dos oito nós adjacentes na grade. Em geral, a dispersão é de direção aleatória e a distância percorrida varia de acordo com a capacidade de

dispersão das espécies em questão. Já ao tratarmos das “redes azuis”, precisamos levar em conta que estes são ambientes com uma estrutura hierárquica, em que a organização da paisagem e os fluxos físicos determinam a distância e a direção da dispersão (Altermatt 2013).

Este efeito da conectividade de redes dendríticas na dispersão e nos processos de metacomunidades foi constatado experimentalmente em microcosmos aquáticos por Carrara *et al.* (2012). Em comparação com um sistema de paisagem em formato de grade, o sistema de rede dendrítico apresentou diversidades  $\alpha$  e  $\beta$  significativamente maiores. Além disto, a estrutura espacial das redes hidrográficas também regulam como os distúrbios estocásticos influenciam a morfologia e permanência de atributos fluviais encontrados nas confluências (Benda *et al.* 2004).

Devido à dispersão em redes hidrográficas acontecer preferencialmente ao longo de cursos d'água, alguns locais possuem um papel mais importante na dispersão se comparado a outros locais. Por exemplo, a posição de elementos intransponíveis como cachoeiras e barragens hidroelétricas dentro da rede podem ter maiores ou menores consequências para a dinâmica da metacomunidade (Altermatt 2013). Ao desenvolver modelos mais complexos, em que distâncias são obtidas a partir da topologia de redes hidrográficas, poderemos compreender melhor como os efeitos da dispersão atuam no decaimento de similaridade entre assembléias locais (Hitt & Angermeier 2008). A extensão de abordagens empíricas a sistemas hierárquicos pouco estudados, como o caso de riachos,

também requer a incorporação da topologia espacial em estudos de metacomunidades (Logue *et al.* 2011).

Por exemplo, a adequabilidade de cursos d'água para o movimento de peixes depende do número e da magnitude de barreiras naturais (e.g. cachoeiras) e artificiais (e.g. barragens), da morfologia do riacho (e.g. número de confluências) e características do canal (e.g. profundidade) (Jackson *et al.* 2001). Além disto, os cursos de água que até podem ser vistos como um ambiente contínuo (Vannote *et al.* 1980), ao serem observados com maior detalhe, apresentam uma sequência intercalada de macroambientes de corredeiras e remansos (Bisson *et al.* 1982). Portanto, os macroambientes de corredeiras podem ser vistos como manchas de habitat com delimitações parcialmente discretas que podem conter comunidades locais, sendo os ambientes de remansos vistos como locais de difícil transposição, que dificultam a dispersão para outros trechos de corredeiras na mesma bacia hidrográfica.

Este tipo de investigação é particularmente importante para a detecção de padrões espaciais em comunidades de peixes, que possuem dispersão ativa e são confinados pelas conexões hidrológicas (De Bie *et al.* 2012). Segundo a meta-análise realizada por estes autores, ao compararem diversos grupos de organismos com diferentes capacidades de dispersão, peixes e anfíbios apresentaram padrões espaciais fortes em todas as escalas de estudo.

Portanto, fatores que influenciam favorecendo ou dificultando a dispersão dos organismos devem ser levados em conta na criação de um modelo que pretende explicar o decaimento da similaridade entre comunidades locais. Este trabalho tem como objetivo criar um modelo de conectividade que maximize a

explicação das similaridades entre comunidades locais de peixes, incorporando os custos para a dispersão. O primeiro objetivo do trabalho é avaliar a importância dos efeitos ambientais e espaciais sobre o decaimento de similaridade entre comunidades locais de peixes bentônicos, observando qual a forma de representação do espaço tem maior poder de explicação: distância Euclidiana, distância pelo curso d'água ou distância de conectividade funcional, incorporando a resistência à dispersão. O segundo objetivo é a criação de um modelo de pesos para as variáveis de resistência à dispersão que maximize a explicação das dissimilaridades das comunidades de peixes bentônicos de corredeiras.

Conforme estudos anteriores (Cottenie 2005; Logue *et al.* 2011; Heino *et al.* 2012), espero uma grande contribuição das dissimilaridades ambientais na determinação das dissimilaridades biológicas. Entretanto, espero que ao remover este efeito eu possa observar contribuições importantes de componentes espaciais e de custos para a dispersão (Nislow *et al.* 2011), explicando assim as dissimilaridades entre as comunidades de locais de peixes de corredeiras

## **2. Material e métodos**

### *2.1. Área de Estudo*

Conduzi este estudo na bacia hidrográfica do Rio Maquiné, pertencente à Bacia Hidrográfica do Rio Tramandaí, localizada no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil (Figura 1) A área total da bacia é de 550,5 km<sup>2</sup>, com nascentes situadas no Planalto Basáltico no município de São Francisco de Paula, em

altitudes que variam de 800 a 1000 metros acima do nível do mar, percorrendo a encosta da Serra Geral pelo município de Maquiné, até chegar a sua foz na Lagoa dos Quadros na Planície Costeira.

A declividade do terreno é acentuada em grande parte da bacia (Figura 2), e aproximadamente 30% da bacia do rio Maquiné possui declividades muito elevadas (>45%) e cerca de 60% possui declividades superiores a 20% (Becker *et al.* 2004). Tais características do terreno propiciam a existência de cascatas e de ambientes encachoeirados em diversos pontos da bacia. Porém para este trabalho utilizei como área de estudo somente porções mais baixas da bacia onde era possível o acesso a pé por dentro dos riachos e, portanto, as áreas com declividade muito acentuada e cascatas muito altas (ex. cascata do Garapiá, com 12 m de altura e do Forqueta, com 40 m de altura) não fizeram parte de meu estudo.



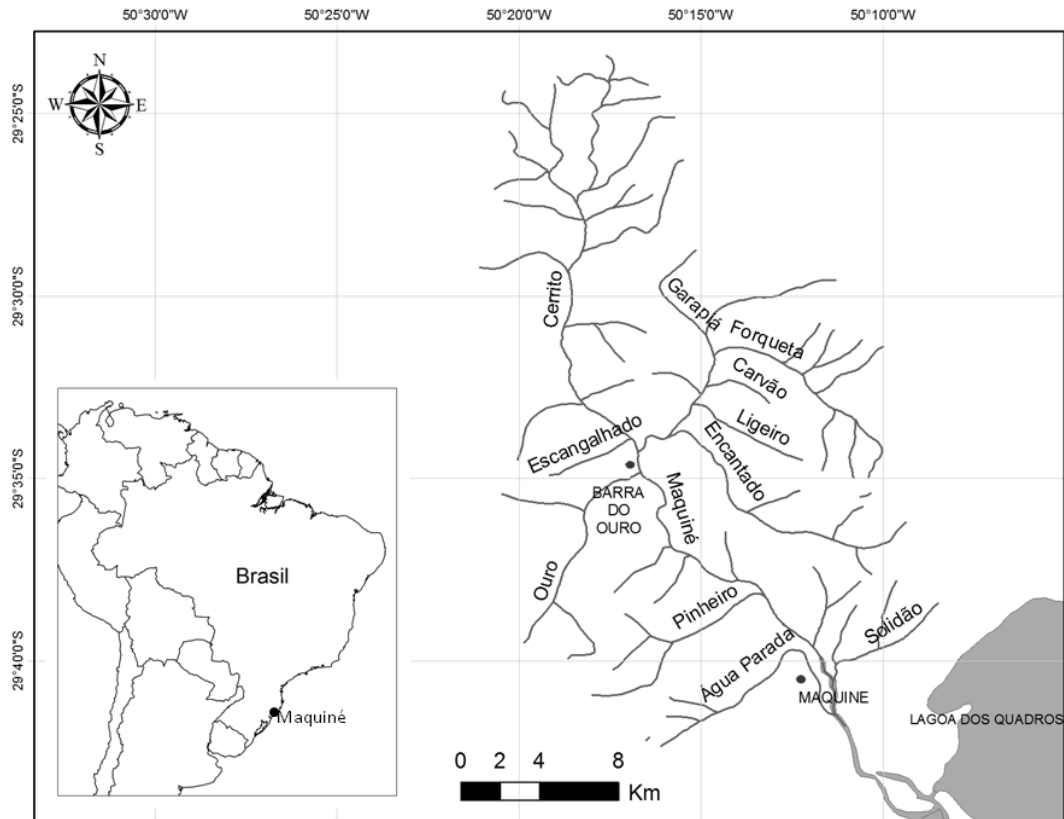


Figura 1 – Localização da Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné e suas principais sub-bacias. Os pontos indicam a sede do município de Maquiné e a sede do Distrito de Barra do Ouro.

Em casos de precipitação intensa, a alta declividade do terreno facilita um aumento da velocidade das águas em pouco tempo, levando a perturbações como enxurradas e deslizamentos de terra, eventos comuns nos riachos da região. Os riachos possuem substrato pedregoso e águas transparentes, intercalando trechos de corredeiras com alguns centímetros de profundidade e de remansos mais profundos (poções).

A bacia é localizada no extremo sul da Floresta Pluvial Atlântica brasileira, portanto encontra-se em uma região de ecótono, sendo a vegetação natural constituída predominantemente por Floresta Ombrófila Densa com elementos de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista em altitudes mais

elevadas (Sevegnani & Baptista 1996). Seu clima é subtropical úmido, tipo Cfa pela classificação de Köppen com temperatura média anual em torno de 18°C e índices pluviométricos anuais entre 1.400 e 1.800 mm, sem estação seca característica (Hasenack & Ferraro 1989).

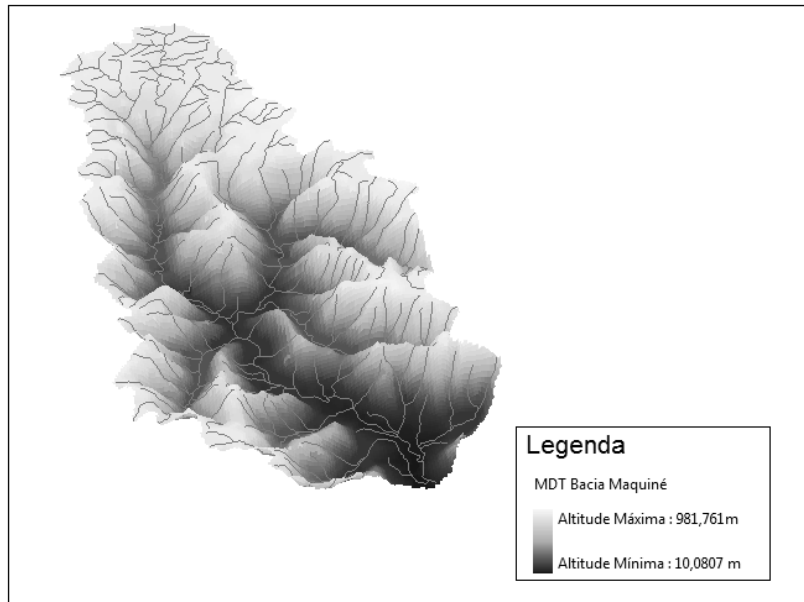


Figura 2 - Modelo digital de terreno da bacia hidrográfica do rio Maquiné, Rio Grande Sul.

Imagens de satélite Landsat TM de 1995 demonstram que a bacia possui 10,4% de sua área total ocupada por agricultura e 75% coberta por vegetação florestal secundária, sendo que destes 54,8%, são de estágios iniciais e intermediários e 20,2% de estágios sucessionais avançados (Becker *et al.* 2004). Duas áreas protegidas incluem parte da bacia em seu território: a unidade de conservação estadual Reserva Biológica da Serra Geral (RBSG) e o Centro de Pesquisas Pró-Mata (CPPM), pertencente à PUC/RS.

## 2.2. Desenho amostral

Estudei 31 comunidades de peixes distribuídas por todos os principais riachos da bacia, com exceção da calha central do rio Maquiné (Tabela 1). Cada trecho amostral compreendeu 40 m ao longo de uma corredeira. Os locais de amostragem diferiram quanto à distância entre si, porém, respeitando sempre a distância mínima de 1 km quando no mesmo segmento de riacho (Figura 3). Selecionei em média três pontos de coleta em cada subbacia (porção alta, média e baixa) sendo que em riachos maiores foram avaliados quatro pontos e em riachos menores dois pontos. Além da amostragem da composição da fauna ictiológica, realizei a caracterização do habitat local. Os pontos de coleta, em conjunto com as confluências da bacia foram considerados como vértices no modelo de grafos (Figura 4).

Tabela 1 - Sítios de coleta de peixes, suas sub-bacias e códigos correspondentes

Código	Ponto de Coleta	Sub-bacia	Código	Ponto de Coleta	Sub-bacia
P1	Cercab	Cerrito	P17	Formealt	Forqueta
P2	Ceralt	Cerrito	P18	Carvão	Carvão
P3	SNalt	sem nome	P19	Forme	Forqueta
P4	SNba	sem nome	P20	Ligalt	Ligeiro
P5	Escba	Escangalhado	P21	Ligbai	Ligeiro
P6	Cerba	Cerrito	P22	Encalt	Encantado
P7	Ouralt	Ouro	P23	Encme	Encantado
P8	Ourome	Ouro	P24	Encba	Encantado
P9	TributOuro	Ouro	P25	Forba	Forqueta
P10	Ourba	Ouro	P26	Pinalt	Pinheiro
P11	Galeoalt	Garapiá dos Leões	P27	Pinme	Pinheiro
P12	Galeoba	Garapiá dos Leões	P28	Pinba	Pinheiro
P13	Garba	Garapiá	P29	Apaalt	Água Parada
P14	Gasev	Garapiá	P30	Apaba	Água Parada
P15	Forcab	Forqueta	P31	Solidão	Solidão
P16	Foral	Forqueta			

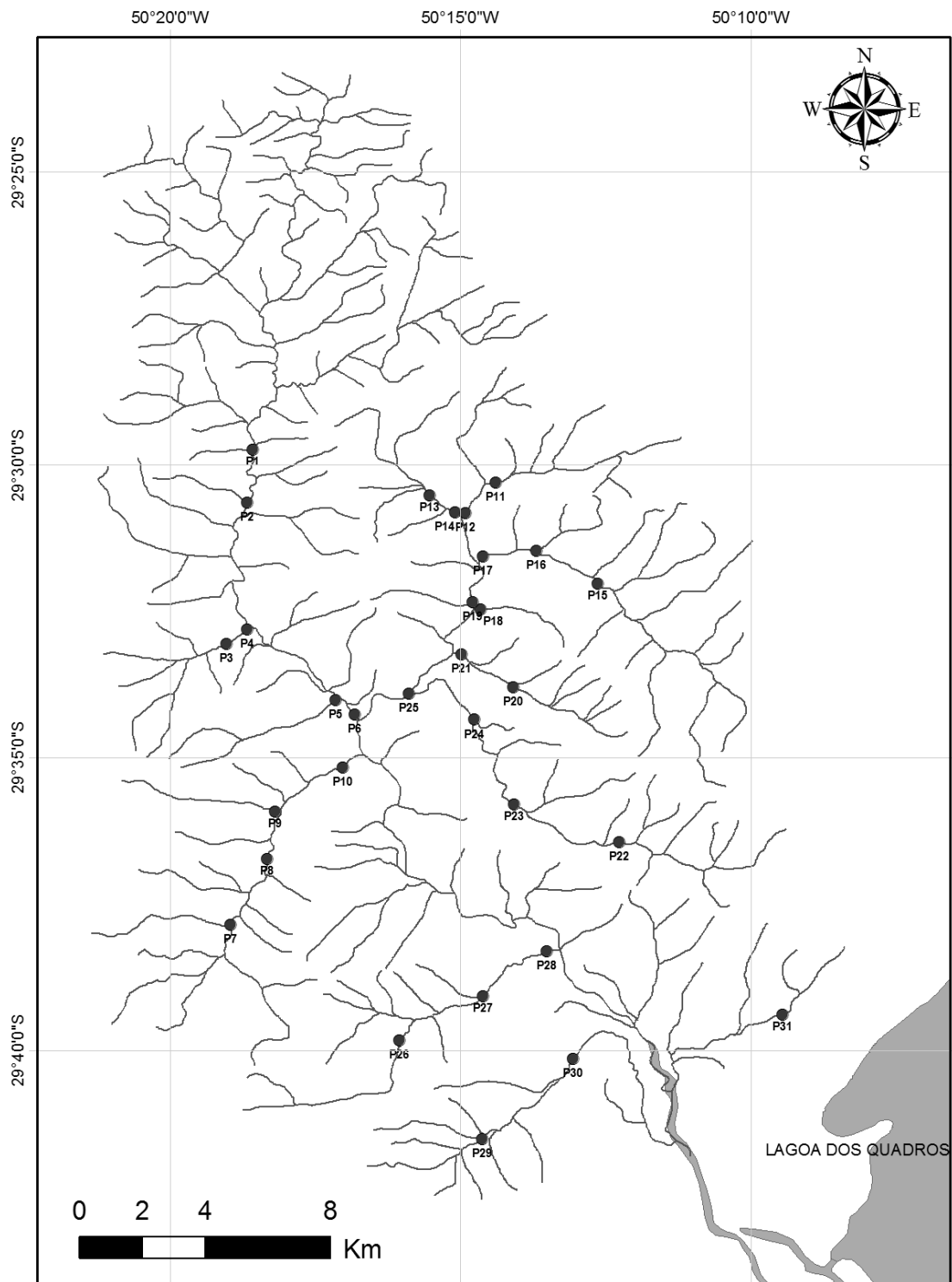


Figura 3 - Localização dos trechos de corredeiras onde foram coletados dados de composição de peixes e variáveis ambientais de habitat. Bacia do Rio Maquiné, Rio Grande do Sul. As legendas dos trechos amostrados encontram-se na Tabela 1.

Para este estudo considerei a bacia hidrográfica como um grafo em que todos os pontos de coletas estão conectados, sem a presença de subgrafos. Ou seja, um modelo onde existe a possibilidade de dispersão das espécies de peixes entre todos os locais dentro da rede (Urban & Keitt 2001). Entretanto, esta dispersão poderá ser mais ou menos dificultada dependendo dos valores observados em algumas variáveis que chamarei a partir deste ponto de “variáveis de custo”.

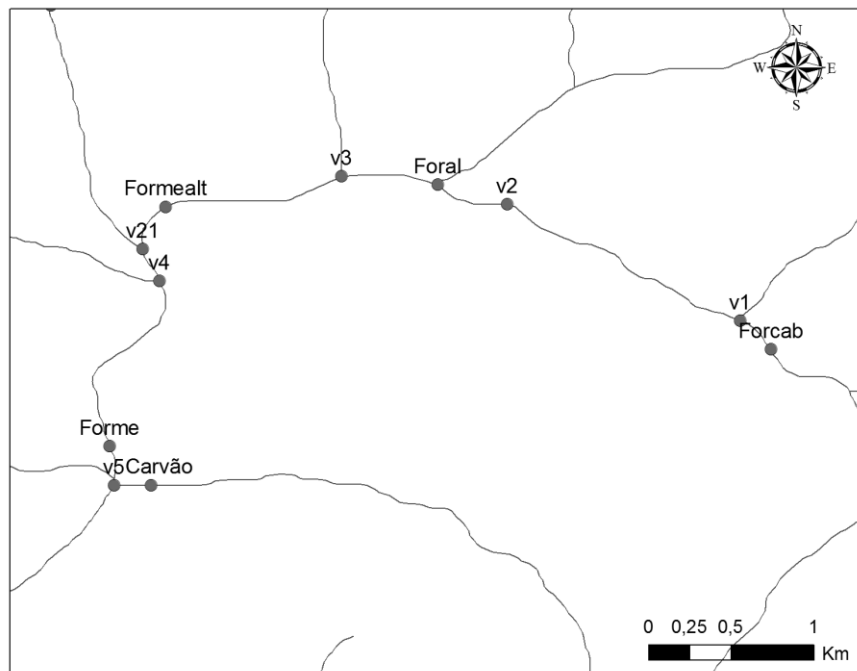


Figura 4 – Exemplo de vértices e arestas das sub-bacias dos riachos Forqueta e Carvão. Forcab, Foral, Formealt, Forme e Carvão são pontos de amostragem da comunidade de peixes (vértices). V1, V2, V3, V4, V5 e V21 são vértices referentes a confluências observadas em campo.

Mensurei variáveis de custo em toda extensão do curso d’água entre pontos de coletas, sendo estas: i) distância ao longo do curso d’água, ii) proporção de poções no comprimento da aresta, iii) quantidade de barreiras (ambientes encachoeirados e pontes), iv) comprimento médio de barreiras, v) altura máxima de barreiras, vi) razão máxima da velocidade da água antes e

depois da barreira, vii) área da bacia a montante e viii) sinuosidade do trecho. Neste modelo, considere os trechos de riacho como arestas do grafo, sendo seu limite definido por um ponto de coleta e uma confluência, entre duas confluências ou entre dois pontos de coleta. Os vértices da sub-bacia dos riachos Forqueta e Carvão são exemplificados na Figura 4.

### 2.3. Coleta de Dados

Todas coletas de dados em campo foram realizadas sob condições normais de vazão, tendo sido evitadas tanto situações de vazão demasiadamente baixas quanto de vazão alta após ocasiões de chuva. Realizei as amostragens de peixes e de habitat local entre outubro de 2012 e março de 2013 e as medições das variáveis físicas de custo entre julho e dezembro de 2013.

#### 2.3.1. Peixes

Realizei a amostragem da composição de espécies de peixes segundo o método de coleta *kick sampling* utilizando um puçá com abertura de 45 cm x 70 cm (3150 cm<sup>2</sup>) e malha de 1 mm. O método é comumente utilizado na coleta de macroinvertebrados bentônicos (Sutherland 2006), mas também pode ser utilizado de forma eficiente na coleta de peixes bentônicos de corredeiras. Realizei as coletas sempre em sentido foz – nascente em um trecho de 40 m de corredeira. O esforço variou entre 28 a 107 lances de puçás, dependendo da largura do trecho, que variou de 3,46m a 23,66m, com uma mediana de 8,53. Desta forma, o esforço médio foi de 0,16 lances por m<sup>2</sup>.

A cada evento de perturbação por *kick-sampling*, os peixes foram coletados do puçá e acondicionados em baldes com água do próprio riacho. Após o fim da amostragem de 40 m, os indivíduos foram identificados (Malabarba *et al.* 2013), contados e posteriormente devolvidos ao riacho.

O método de coleta utilizado tem como característica priorizar espécies bentônicas altamente associadas ao substrato rochoso das corredeiras. Espécies reconhecidamente nectônicas, como por exemplo, as pertencentes ao gênero *Astianax*, foram retiradas das análises. Além disto, as espécies que ocorreram com menos de dez indivíduos em toda a bacia foram consideradas capturas acidentais e, portanto, foram removidas das análises. Mesmo levando em consideração apenas as espécies vistas como eficientemente capturadas, Becker (2002) observou que os maiores indivíduos de *Rineloricaria aequalicuspis* tem mais sucesso na fuga, levando a uma sub-estimativa da abundância desta espécie. Apesar desta possibilidade de sub-estimativa, a espécie foi mantida nas análises tendo em vista que esta foi a espécie mais abundante na maioria dos pontos de coleta. Observei nos 31 trechos de corredeiras um total de 21 espécies de peixes e após a retirada das espécies acidentais, restaram 11 espécies de peixes, pertencentes a quatro famílias e duas ordens. Apresento na Tabela 2 a lista de espécies utilizadas no estudo bem como suas respectivas Ordens e Famílias.

Tabela 2 - Lista das espécies observadas nos 31 sítios de coleta na Bacia do Rio Maquiné entre Outubro de 2012 e Março de 2013.

<b>Ordem</b>	<b>Família</b>	<b>Espécie</b>
CHARACIFORMES	CHARACIDAE.	<i>Cyanocharax itaimbe</i>
	CRENUCHIDAE	<i>Characidium pterostictum</i>
CYPRINODONTIFORMES	ANABLEPIDAE	<i>Jenynsia unitaenia</i>
SILURIFORMES	LORICARIIDAE	<i>Ancistrus multispinis</i>
		<i>Epactionotus bilineatus</i>
		<i>Pareiorhaphis hypselurus</i>
		<i>Pareiorhaphis nudulus</i>
		<i>Rineloricaria aequalicuspis</i>
		<i>Rineloricaria maquinensis</i>
	HEPTAPTERIDAE	<i>Heptapterus mustelinus</i>
		<i>Heptapterus sp.</i> <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Espécie endêmica da bacia, ainda não descrita (Renato Bolson Dala Corte, comunicação pessoal, 7 de abril de 2014).

### 2.3.2. Variáveis ambientais locais

Para a caracterização do habitat das comunidades locais, realizei medidas de diversas variáveis morfométricas do trecho de 40 m (ponto de coleta). As medidas foram realizadas no trecho somente após a amostragem dos peixes, a fim de não causar perturbação que afugentasse a fauna ictiológica e prejudicasse a coleta. As variáveis obtidas foram: média da largura da lâmina d'água, média da largura do canal, declividade média da margem, altura média da margem, declividade longitudinal do trecho média, profundidade média e tamanho médio de substrato.

Para a obtenção das variáveis ambientais, realizei cinco transecções dentro do ponto de coleta a cada 10 m. Em cada transecto foram medidas com trena a largura da lâmina d'água (m), a largura do canal (m), três medidas equidistantes da profundidade (m) e três estimativas do porcentual de cobertura de classes de tamanho para o substrato (Figura 5).



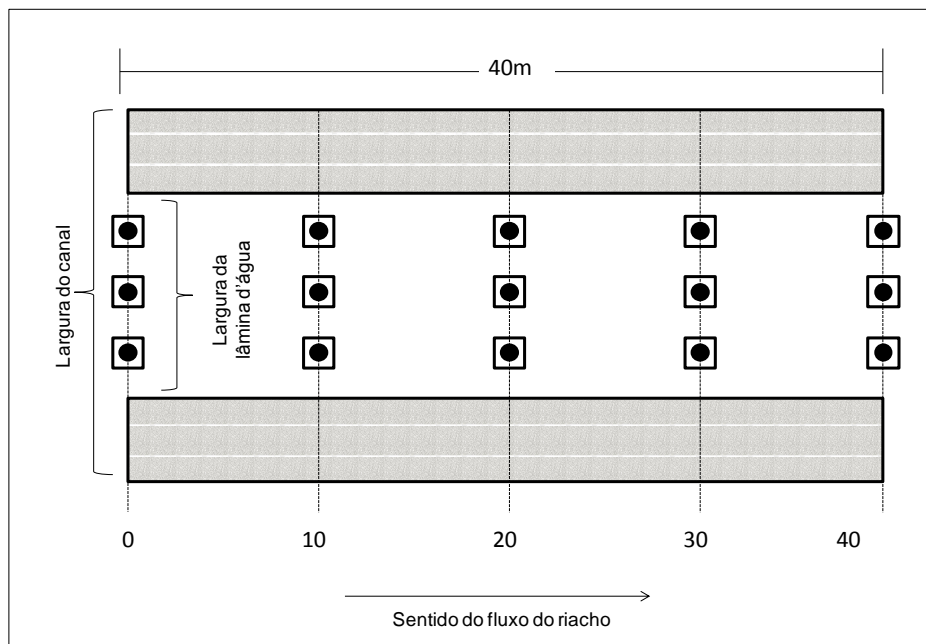


Figura 5 - Representação esquemática das medidas realizadas para a obtenção das variáveis de habitat local. Os pontos em preto representam as medidas de profundidade equidistantes em cada transecto e os quadrados representam a estimativa visual da porcentagem de cobertura de classes de tamanho de substrato.

Medi ainda em cada um dos cinco transectos a declividade (em graus) e altura (m) de ambas as margens. Por fim, medi a declividade longitudinal, utilizando clinômetro em cada espaço entre os cinco transectos. Para a estimativa da porcentagem de cada categoria de tamanho de substrato foram consideradas 5 classes percentuais: <10%; 10-25%; 25-50%, 50%-75% e 75-100%. Para a classificação do substrato quanto ao tamanho, utilizei a escala de Wentworth modificada por Cummins (1962), adaptada a fim de facilitar a estimativa de classes em campo. As classes de tamanho de substrato estimadas foram: <0,2 cm (areia), 0,2-2 cm (cascalho), 3-7 cm (seixo pequeno), 7-25 cm (seixo grande), 25-50 cm (bloco), >50 cm (matacão) e lajeado. Para a obtenção do tamanho médio no trecho, o valor central da classe percentual foi multiplicado pelo valor

central da classe de tamanho. Após, todas as classes de tamanho ponderadas por seu percentual foram somadas para cada ponto de medida e por fim, foi calculada a média dos 15 pontos de medidas (3 medidas em 5 transectos) resultando em um valor para cada comunidade local.

### 2.2.3. Variáveis de custo para dispersão

Para cada trecho de rio situado entre dois pontos de coleta (comunidades locais) measurei variáveis físicas do riacho por meio de medições em campo e de dados obtido por Sistema de Informações Geográficas (SIG). Escolhi as variáveis de forma a representar dificuldades à dispersão de peixes bentônicos residentes de corredeiras. Destas, as obtidas em campo foram: i) distância ao longo do curso do d'água, ii) proporção de poções no comprimento da aresta, iii) quantidade de barreiras (ambientes encachoeirados e pontes), iv) comprimento médio de barreiras, v) altura máxima de barreiras e vi) razão máxima da velocidade da água antes e depois da barreira. Para a obtenção da variável de proporção de poções no comprimento da aresta, foram considerados a classificação de macrohabitat adotadas por Mulvihill *et al.* (2003) em apenas duas categorias: corredeiras (*riffles*) e poções (*pools*) que possuem limites relativamente conspícuos. Cada aresta foi percorrida por dentro do curso d'água e o comprimento de cada poção e corredeira foi medido com trena. A variável de proporção foi calculada dividindo o somatório do comprimento de todos os poções pelo comprimento total da aresta.

As barreiras físicas para dispersão de peixes encontradas na bacia foram ambientes encachoeirados e pontes feitas de tubos de concreto. Em cada aresta foi listado o número destas barreiras e sua localização. O comprimento de cada

barreira foi medido com trena e a sua declividade com clinômetro. A altura foi medida com trena no caso de pontes. Para os ambientes encachoeirados a altura foi calculada pela multiplicação do comprimento diagonal com o seno do ângulo medido. Utilizei a altura máxima por aresta. A velocidade da água foi medida três vezes em locais equidistantes com fluxômetro por um minuto e então calculada a média entre as três medidas. Este procedimento foi repetido a montante e a jusante da barreira, sendo utilizada como variável a máxima razão observada na aresta entre a velocidade de montante e a jusante.

Obtive em SIG as variáveis de: i) área da bacia a montante e ii) sinuosidade do trecho. As distância ao longo do curso d'água foram obtidas no software ArcGis 9.3 (ESRI 2008) utilizando a ferramenta *OD Cost Matrix* da extensão *Network Analyst*. Mensurei a área da bacia a montante da aresta a fim de representar a vazão de água presente na aresta (ou tamanho do riacho). Para tanto, foi necessário criar um Modelo Digital de Terreno (MDT) no software ArcGis 9.3. O modelo foi criado a partir de uma rede triangulada irregular (TIN) com resolução de 10 m. Este procedimento consiste em gerar uma superfície interpolada de altitudes a partir de dados *shapefile* de pontos cotados, curvas de nível, limite da bacia e rede de drenagem. Estes arquivos de dados georeferenciados da bacia do Maquiné foram obtidos da base cartográfica de dados vetoriais do estado do Rio Grande do Sul, em escala 1:50000 (Hasenack & Weber 2010). Transformei o arquivo de *shapefile* da hidrografia utilizado, que se encontrava em arquivo de linhas e de polígonos, em um arquivo único de linhas, a fim de remover as linhas duplas presente nos rios de maior ordem da bacia, utilizando o software Idrisi Selva. Após a criação do MDT, calculei a direção do

fluxo superficial do escoamento e a partir disto o acúmulo do escoamento superficial, que resultou na possibilidade de gerar áreas de drenagem para qualquer ponto dentro da superfície interpolada. Em seguida ajustei os vértices na nova rede de drenagem inferida pelo terreno e obtive para cada vértice a área de drenagem a montante em  $\text{km}^2$ . Para gerar a variável de sinuosidade das arestas, calculei a razão entre a distância pelo curso do rio e a distância em linha reta. Na Tabela 3 apresento as forma de medida (em campo ou em SIG), a fórmula, e as unidades de medida de cada variável de custo.

Tabela 3 - Variáveis de custos medidas nos trechos de riacho entre as comunidades locais, suas formas de medida, fórmulas de obtenção de das variáveis para cada aresta e suas unidades.

Variável	Forma de obtenção	Equação de obtenção	Unidade
Proporção de poções	Medida de poções (a) e corredeiras (b) com trena métrica em toda porção da bacia abrangida pelos pontos de coleta	$\sum (a) * 100 / \sum (a) + \sum (b)$	%
Quantidade de barreiras	Registro de todas as pontes de concreto e ambientes encachoeirados	-	-
Comprimento médio de barreiras	Medida das barreiras com trena (c)	$\sum (c) / n (c)$	m
Altura máxima de barreiras			
- Pontes	Medida com trena métrica	Valor máximo obtido no trecho	m
- Ambientes encachoeirados	Medida do comprimento diagonal (d) com trena métrica e a declividade com clinômetro (e)	$(d) * \text{sen} (e)$	m
Razão da velocidade máxima em barreiras	Medida da velocidade da corrente através de fluxômetro (f) em três locais à montante (fm) e três locais à jusante (fj) da barreira	$(\sum (fj) / 3) / (\sum (fm) / 3)$	-
Distância ao longo do curso d'água	Medida com trena métrica	$\sum (a) + \sum (b)$	m
Área da bacia a montante	Medida em SIG	Valor de área correspondente ao vértice de início (montante) da aresta	$\text{km}^2$
Sinuosidade	Medidas em SIG a distancia pelo curso d'água (g) e distância em linha reta (h)	g/h	-

#### 2.4. Análise de Dados

Em um primeiro momento, o custo para a dispersão atribuído para cada aresta foi o somatório das oito variáveis de custo à dispersão, considerando todas com a mesma contribuição. Como as variáveis possuem unidades e magnitudes de medidas diferentes, os valores foram padronizados entre 0 e 1. Após atribuir estes custos como atributos nas arestas do grafo, calculei uma matriz de distância de custo a partir da análise de menores caminhos do grafo, realizada pela função *shortest paths* do pacote *igraph* 0.7.0 do ambiente R (Csardi & Nepusz 2006). Conforme detalhado na seção Desenho Amostral, os 31 locais de amostragem da comunidade e as principais confluências foram considerados vértices e as ligações entre estes foram considerados arestas (Figura 6).

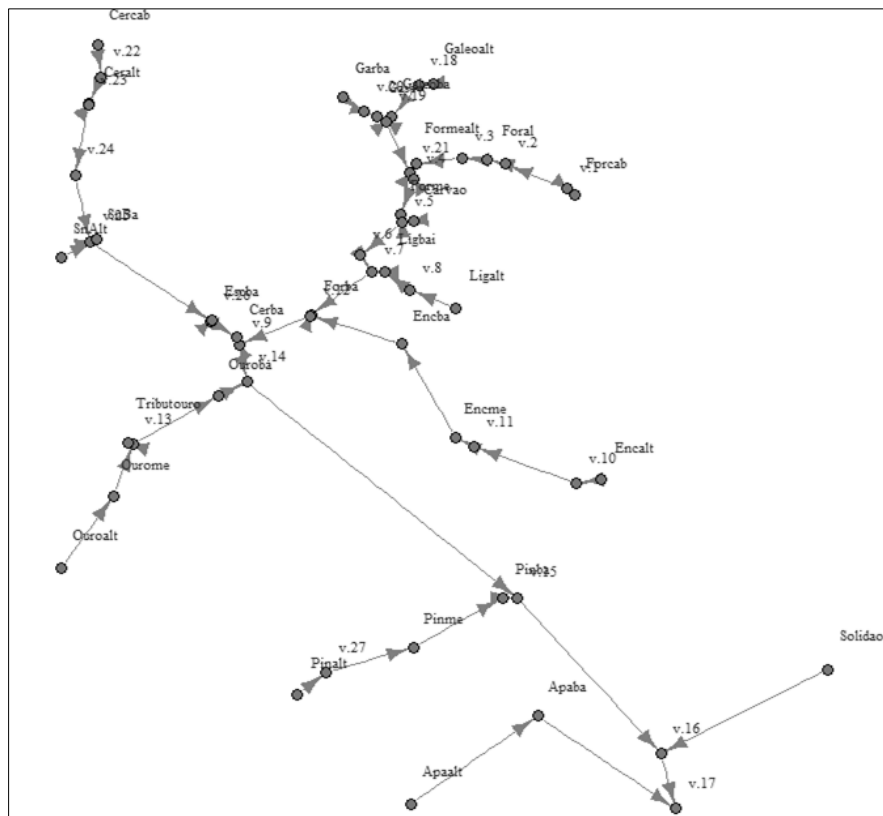


Figura 6 - Modelo de grafo da Bacia Hidrográfica do Maquiné. Pontos indicam vértices, setas indicam as arestas.

Em grafos com valores atribuídos às suas arestas, a função utiliza o algoritmo de Dijkstra para calcular o comprimento de caminhos entre todos os pares de vértices e então selecionar o caminho de menor custo. Visto que no caso do grafo da bacia hidrográfica existe apenas uma opção de caminho, a matriz de distância obtida é simplesmente o somatório dos custos das arestas utilizadas para ligar cada par de vértices.

Para a obtenção da matriz de similaridades biológicas entre as comunidades, padronizei as abundâncias das espécies pelo total marginal do sítio amostral, tendo em vista as diferenças de esforço de coleta devido a largura do riacho. Para representar a distância ecológica entre as comunidades, utilizei a dissimilaridade de Bray-Curtis, recomendada por Faith, Minchin & Belbin (1987) como fortemente adequada para dados de abundância. Tendo em vista esta representação da diferença entre as comunidades locais em forma de matriz de dissimilaridade e visando simplificar o texto a seguir, a partir deste ponto irei tratar o decaimento de similaridade biológica utilizando o termo dissimilaridade biológica. Esta matriz de dissimilaridade foi então utilizada para obter a ordenação Multidimensional Não-Métrica (NMDS) dos locais de amostragem da comunidade local. Para a obtenção da matriz de dissimilaridades ambientais, as variáveis de habitat foram padronizadas entre 0 e 1 e as dissimilaridades entre os pontos amostrais foram obtidas por distância euclidiana. Por fim, a matriz de distância geográfica simples foi obtida a partir da distância Euclidiana entre as coordenadas x e y de cada ponto (projeção UTM). Não incluí esta distância como variável de custo, mas testei em separado a sua correlação parcial com as dissimilaridades

biológicas para termos de comparação com a distância pelo curso do rio e com a distância de custo.

A fim de avaliar a relação entre as dissimilaridades biológicas com as dissimilaridades ambientais e distância espacial, utilizei o Teste de Mantel parcial baseado no Coeficiente de Correlação de Pearson, conforme recomendam Tuomisto & Ruokolainen (2006).

Testei a contribuição de cada variável de custo de modo a criar um modelo de custos que maximizasse a correlação com as dissimilaridades das comunidades de peixes. Testei pesos de 0, 0,5 e 1 para cada uma das oito variáveis de custo em todas as suas combinações. O peso 0 significa que a variável não é importante e portanto não entra como preditora, o peso 0,5 significa uma variável com importância intermediária e peso 1 significa importância máxima. Como determinei três valores possíveis para cada uma das oito variáveis, obtive o número máximo de combinações através da exponenciação  $3^8$  totalizando 6561 combinações de pesos. Cada uma das combinações de pesos foi multiplicada pelas suas respectivas variáveis de custo, adicionadas como atributos das arestas do grafo e utilizada para a criação da distância de custo por *shortest paths*. Calculei então para cada uma das combinações uma correlação parcial (método de Pearson) das distâncias de custos com as dissimilaridades biológicas, removendo o efeito das dissimilaridades ambientais. Isto possibilitou que eu selecionasse as combinações com a maior correlação com as dissimilaridades biológicas. Apresento no Apêndice 1 um esquema deste procedimento.

Testei a capacidade de generalização do modelo com testes de validação cruzada. A cada rodada de combinações de pesos, foram sorteados dois subconjuntos de dados, conjuntos treino e teste. Estes dois subconjuntos foram gerados a partir da matriz triangular das distâncias de custo. Sorteiei metade dos pontos de coleta, conjunto treino, e calculei a correlação parcial das distâncias de custos com as dissimilaridades biológicas correspondentes, removendo o efeito das dissimilaridades ambientais. O segundo conjunto, teste, foi então usado para estimar a correlação parcial (exemplo no Apêndice 2). Este procedimento de sorteio dos dois conjuntos e estimativas de correlação foi repetido 30 vezes para cada combinação de pesos. A concordância entre os conjuntos treinos e testes foi então avaliada por meio de correlações simples, onde valores altos de correlações indicam um maior poder de generalização do modelo.

Todas as análises foram realizadas no ambiente R 3.0.2 (R Core Team 2013), com a utilização dos pacotes *vegan* 2.0-10 (Oksanen *et al.* 2013) *igraph* 0.7.0. (Csardi & Nepusz 2006) e *ppcor* 1.0 (Kim 2012).

### **3. Resultados**

Encontrei 3083 indivíduos no total dos 31 pontos amostrados, com a família Loricariidae dominante em todos os pontos. O número de indivíduos por ponto variou de 29 a 215 (média = 95,54, desvio padrão = 49,64) enquanto que a riqueza de espécies por local variou de 5 a 9 (média = 7,22, desvio padrão = 1,17). A moda da riqueza nos pontos de coleta foi 8 espécies (Figura 7)



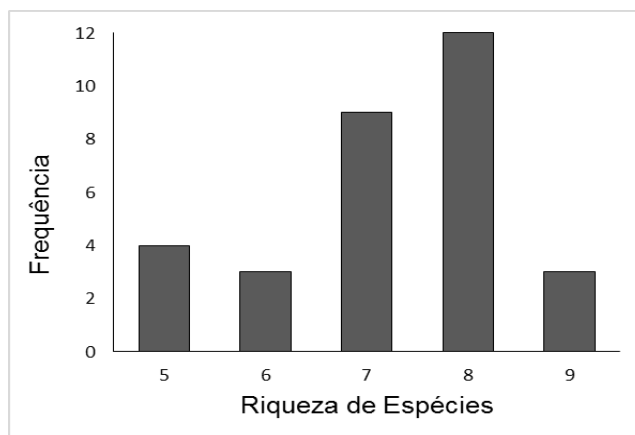


Figura 7- Frequências de riquezas de espécies observadas nos sítios amostrais (comunidade local).

Mesmo com indicativos de que indivíduos de maior porte consigam fugir durante a coleta, a espécie *Rineloricaria aequalicuspis*, uma das maiores no estudo, foi a espécie mais abundante registrada em meu estudo (977 indivíduos), sendo seguida por *Pareiohaphis hypselurus* (520), *Pareiohaphis nudulus* (445) e *Epactionotus bilineatus* (383) (Figura 8).

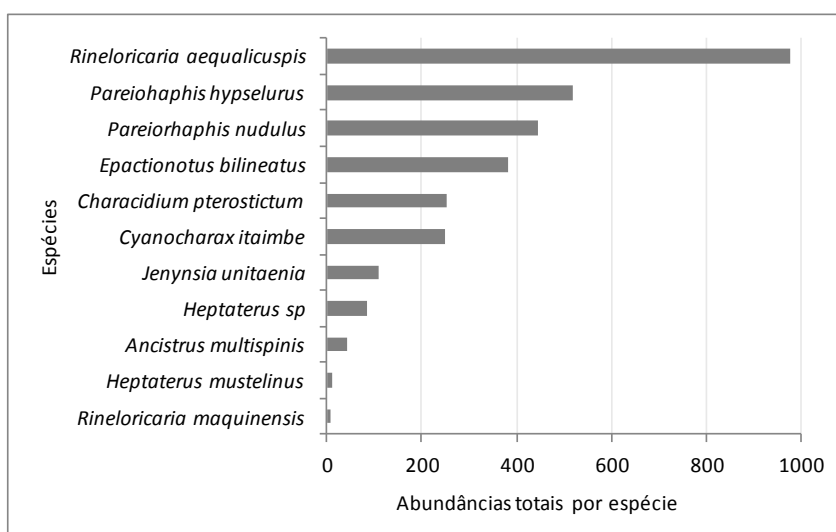


Figura 8 - Abundância total de indivíduos das 11 espécies de peixes coletas nos 31 trechos de coleta da bacia do rio Maquiné.

A ordenação Multidimensional Não-Métrica (NMDS) da composição de espécies foi eficaz para a redução dos dados em duas dimensões. Trechos de amostragem

de menor tamanho (menor largura média do canal) receberam valores mais baixos no primeiro eixo da ordenação (Figura 9A), o que indica um gradiente relacionando o tamanho do habitat com a composição e a abundância relativa das espécies. Estes ambientes, geralmente próximos às cabeceiras foram mais relacionados com as duas espécies do gênero *Pareiohaphis* e a espécie *Heptaptrus mustelinus*, enquanto que habitats maiores foram relacionados com uma diversidade maior de espécies (Figura 9B)

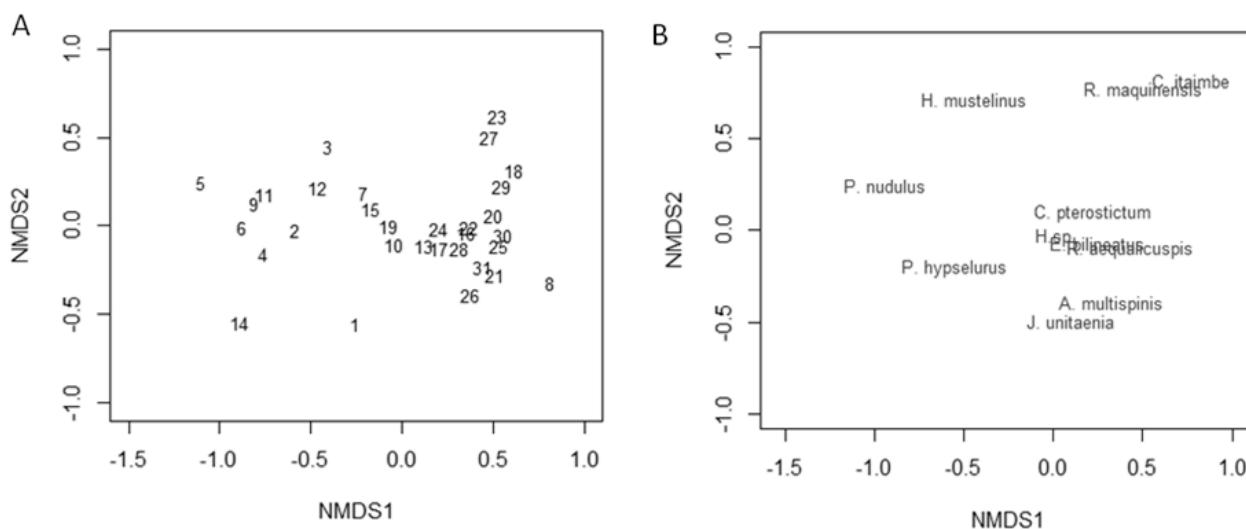


Figura 9 – Ordenação Multidimensional Não Métrica (NMDS) utilizando dissimilaridades de Bray-Curtis da composição e abundância relativa de espécies (Stress = 0,094). A - Os números de 1 a 31 indicam o ranking do ponto de amostragem em relação ao tamanho de largura do canal. B – Escores das espécies em relação aos mesmos eixos da ordenação de A.

A dissimilaridade entre as comunidade locais apresentou uma correlação significativa (estatística  $r$  de Mantel = 0,271;  $p = 0,002$ ) com as dissimilaridades ambientais de cada local de coleta (Figura 10). Ou seja, locais com ambiente semelhantes possuem composições de espécies semelhantes.

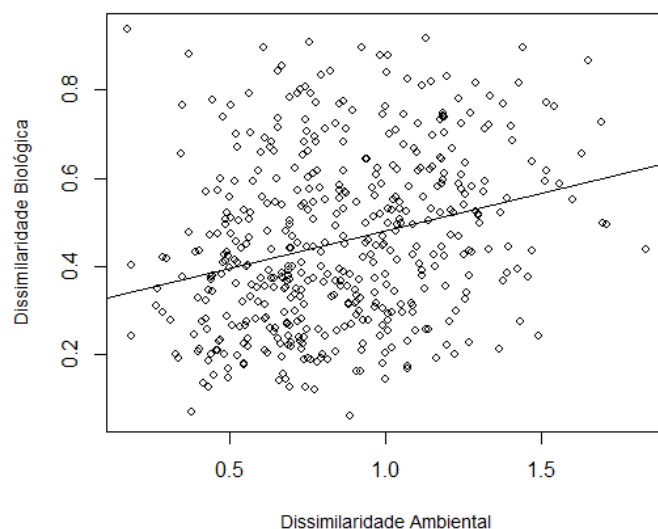


Figura 10 - Relação entre as dissimilaridades biológicas (índice de Bray-Curtis) das comunidades com as dissimilaridades ambientais dos pontos de coleta.

Este efeito ambiental se manteve significativo também após a realização do teste de Mantel parcial, removendo o efeito dos três diferentes tipos de distâncias (Tabela 4). Demonstrando que o efeito puramente ambiental é preponderante na estruturação desta metacomunidade.

Tabela 4 – Valores de correlação de Pearson obtidas através de Mantel parcial entre a Dissimilaridade Biológica e Dissimilaridade Ambientais, após a remoção do efeito dos três diferentes tipos de distância abordados.

	Mantel parcial	Correlação	p
	Ambiente removendo Distância Euclidiana	0,275	0,002
Efeito Ambiental	Ambiente removendo Distância Curso do Rio	0,274	0,001
	Ambiente removendo a Distância de Custo	0,272	0,002

Já em relação à distância geográfica tratada em termos de distância Euclidiana (Figura 11A), a correlação com as dissimilaridades entre as comunidade foi fraca e não significativa (estatística r de Mantel = 0,019;  $p = 0,389$ ). Da mesma forma, a correlação entre as dissimilaridades entre comunidades com a distância pelo curso do rio (Figura 11B) foi fraca e não significativa (estatística r de Mantel = 0,009;  $p = 0,421$ ).

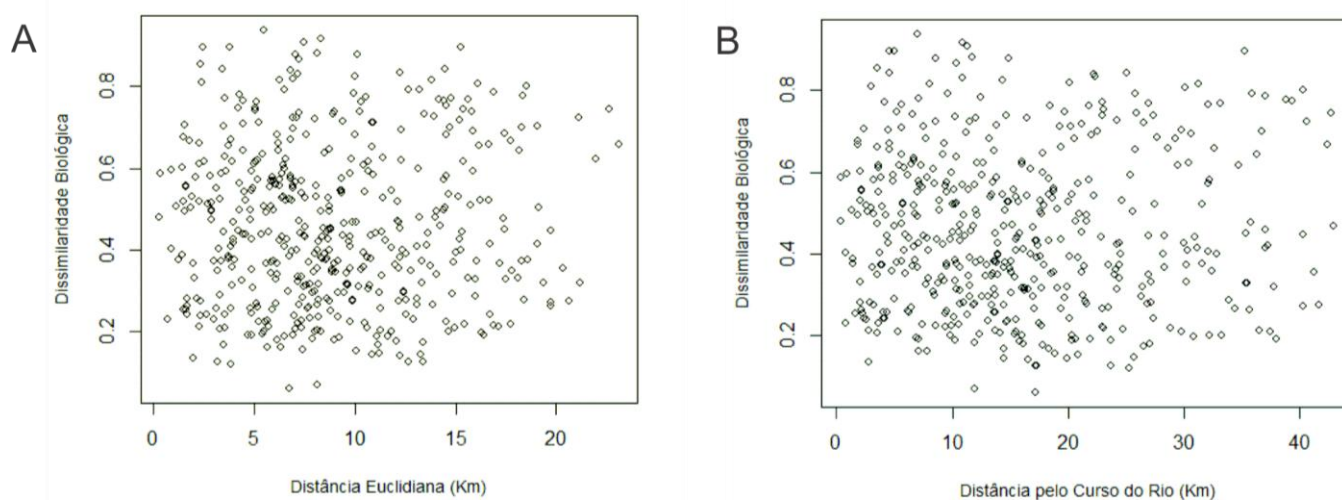


Figura 11 - Relações entre as dissimilaridades biológicas (índice de Bray-Curtis) das comunidades com as dissimilaridades ambientais dos pontos de coleta.

Este padrão se manteve mesmo após a remoção do efeito do ambiente, (Tabela 5) o que indica que locais mais próximos, tanto em linha reta quanto pelo curso do rio, não possuem composições de espécies necessariamente mais semelhantes.

Tabela 5 - Valores de correlação de Pearson obtidos através de Mantel parcial entre a Dissimilaridade Biológica e as Distâncias geográficas, após a remoção do efeito do ambiente.

	Mantel parcial	Correlação	p
Efeito Espacial	Distância Euclidiana removendo ambiente	0,048	0,229
	Distância Curso do Rio removendo ambiente	0,040	0,333

A distância de custo sem levar em conta pesos para as variáveis apresentou uma correlação igualmente fraca e não significativa (estatística  $r$  de Mantel = 0,025;  $p = 0,369$ ) com as dissimilaridades entre as assembleias de peixes (Figura 12). Isto indica que as comunidades locais não se tornam mais diferentes à medida que o custo à dispersão aumenta.

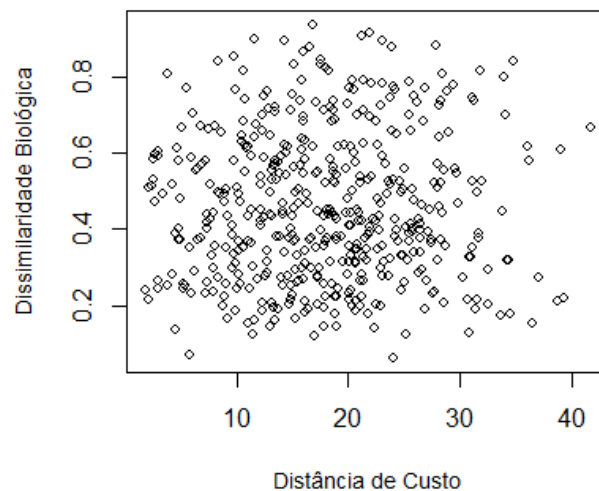


Figura 12- Relações entre a dissimilaridades biológicas (índice de Bray-Curtis) das comunidades com as distâncias de custo à dispersão, considerando que todas as variáveis de custo tenham a mesma contribuição de efeito.

Este mesmo efeito continua a ser observado, mesmo após a remoção do efeito das Dissimilaridades Ambientais locais, sendo que a distância e custo apresentou uma correlação de 0,0319 com as dissimilaridades biológicas ( $p=0,307$ ).

As correlações parciais entre as dissimilaridades biológicas e a distância de custo, removido o efeito das dissimilaridades ambientais, foram baixas na maior parte das combinações de pesos, sendo que a maior frequência de correlações apresentaram valores entre 0 e 0,06 (Figura 13).

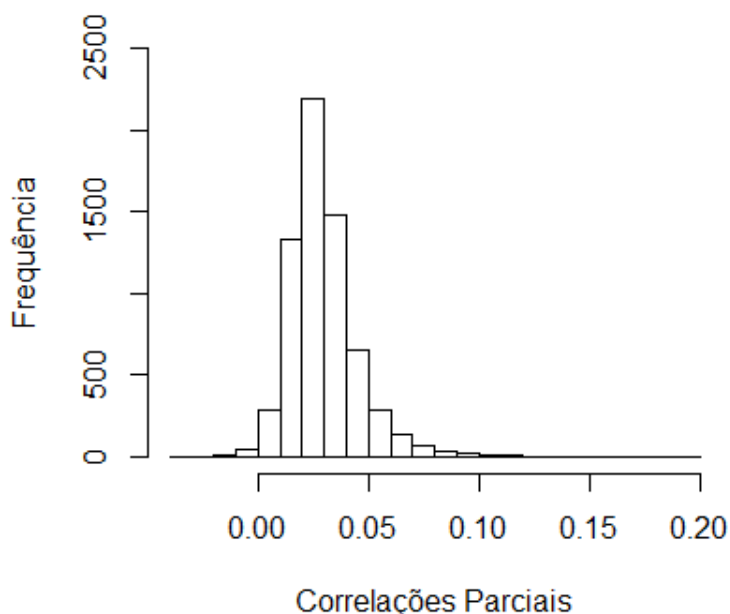


Figura 13- Histograma dos valores de correlações parciais entre as dissimilaridades biológicas e dissimilaridade de custos em suas 6561 combinações de pesos.

Entre as 10 maiores correlações parciais observadas nas combinações de pesos utilizando o conjunto de todos os 31 pontos amostrais (Tabela 6) observei maiores valores entre as dissimilaridades biológicas com a distância de custo para as combinações de pesos que destacaram a variável de altura máxima de barreiras. As matrizes de distância de custo que utilizaram os pesos de 1 e 0,5 para altura máxima de barreiras e peso 0 para as demais obtiveram a maior correlação, ambas com 0,195.

Tabela 6 - Combinações de pesos de variáveis de custo com as maiores correlações parciais entre a matriz de distância de custo e as dissimilaridades biológicas, após remoção do efeito do ambiente.

Distância Total	Proporção de Poções	Quantidade de Barreiras	Comprimento Médio de Barreiras	Altura Máxima de Barreiras	Razão Máxima de Velocidade nas Barreiras	Área de Bacia à Montante	Sinuosidade	Correlação Parcial
0	0	0	0	1	0	0	0	0,195
0	0	0	0	0,5	0	0	0	0,195
0	0	0	0	1	0,5	0	0	0,142
0,5	0	0	0	1	0	0	0	0,134
0,5	0	0	0	1	0,5	0	0	0,128
0	0	0	0,5	1	0	0	0	0,118
0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0,118
0	0	0	0	1	1	0	0	0,118
0,5	0	0	0,5	1	0	0	0	0,118
0,5	0	0	0	1	1	0	0	0,117

Porém, após a validação cruzada dos modelos com diferentes pesos, este padrão não se manteve. Os modelos que apresentaram as maiores concordâncias entre os subconjuntos treino e teste contemplaram combinações de pesos distintas em relação àquelas que obtiveram as maiores correlações parciais ao utilizarmos o conjunto de todos os 31 pontos (Tabela 7)

Tabela 7- Combinações de pesos de variáveis de custo com as maiores correlações entre os conjuntos treino e teste.

Distância Total	Proporção de Pocões	Quantidade de Barreiras	Comprimento Médio de Barreiras	Altura Máxima de Barreiras	Razão Máxima de Velocidade nas Barreiras	Área de Bacia à Montante	Sinuosidade	Correlação Treino e Teste
0	1	0	0	0	0	0.5	1	0,193
1	1	0.5	0	1	0.5	0	0.5	0,150
0	1	0	0	0.5	0.5	1	1	0,099
0	0	0	0	0.5	0	0	0	0,034
1	0.5	0	0	0.5	1	0.5	0.5	0,033
0,5	0	0	0.5	0	0	0.5	1	0,029
0	0	0	0	1	0	0	0	0,024
0	0.5	0.5	1	1	0.5	1	0	-0,000
0,5	0	0	0.5	0.5	0	0.5	0.5	-0,003
0,5	1	0	0.5	0	0.5	0.5	1	-0,004

Além disto, observei que as correlações entre os resultados (correlações parciais) dos subconjuntos treinos e o subconjunto teste foram negativas para todas as 6561 combinações de pesos (Figura 14), ou seja, não foi possível selecionar variáveis de custos protagonistas no processo aumento das dissimilaridades da comunidade. Sendo assim, os modelos selecionados anteriormente não podem ser considerados uma boa representação do efeito das variáveis de custo à dispersão desta metacomunidade específica.

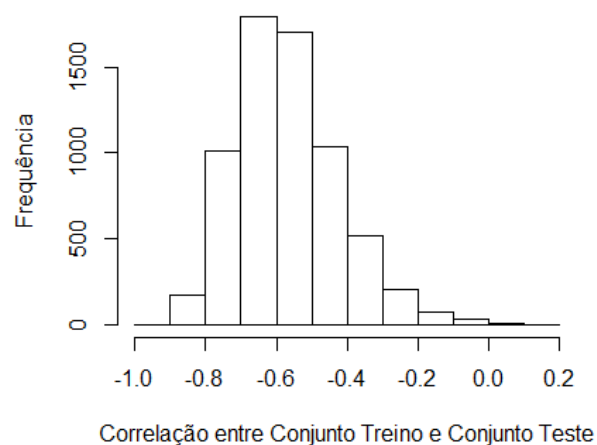


Figura 14 - Frequência dos valores de correlação entre treino e teste representando a concordância entre os conjuntos

#### 4. Discussão

O primeiro objetivo deste estudo foi avaliar qual forma de representação do espaço tem maior poder de explicação sobre o decaimento de similaridade entre comunidades locais de peixes bentônicos: distância Euclidiana, distância pelo curso d'água ou distância de conectividade funcional, incorporando a resistência à dispersão. Meus resultados demonstraram que o aumento da dissimilaridade entre comunidades foi mais relacionado com as diferenças entre as condições ambientais locais do que com as diferentes formas de representar a distância espacial. Assim como na metacomunidade de peixes estudada por Kanno *et al.* (2012), fatores ambientais foram os mais influentes na estruturação das comunidades deste estudo, enquanto que o efeito do espaço (independentemente se expresso por distância Euclidiana, distância pelo curso do rio ou distância de custo), não foi importante para o sistema estudado.

A predominância do gradiente ambiental também foi observada em assembleias de peixes de riachos por Magalhães, Batalha & Collares-Perreira



(2002). Neste trabalho, os fatores espaciais foram mensurados através de distância Euclidiana e distância pelo curso do rio. A variância entre estas assembleias foi explicada principalmente pelo componente puramente ambiental (21,1%), com contribuição menor embora significativa do componente puramente espacial (6,8%). Um pressuposto necessário para que a comunidade seja estruturada pelas condições ambientais é que a dispersão seja suficiente para que as espécies acompanhem as mudanças nas condições abióticas (devido a distúrbios ou mudanças graduais ao longo do tempo), permitindo que estas ocupem os locais com o ambiente mais adequado para suas necessidades, ou seja, a dispersão ainda atua como um mecanismo estruturador (Leibold *et al.* 2004). Visto que nossos pontos de amostragem foram distribuídos por grande parte da bacia hidrográfica, minhas variáveis de habitat local captaram os gradientes ambientais entre trechos de cabeceira (com menores larguras, maiores declividade de margem e maior tamanho do substrato), trechos médios e trechos baixos (com maiores larguras, margens mais planas e substrato menor) das diversas sub-bacias e isto foi refletido nas diferenças entre as comunidades de tais ambientes. Desta forma, as dissimilaridades de composição nas assembleias locais de peixes acompanharam as diferenças no gradiente ambiental. Porém, não posso excluir a possibilidade de que estas dissimilaridades ambientais e ictiológicas sejam estruturadas por outras variáveis que estejam atuando sobre ambas, como foi observado por Magalhães *et al.* (2002), em que a posição da microbacia refletiu no aumento da abundância de todas as espécies, com mais peixes presentes em riachos maiores e trechos mais a jusante na bacia. Também é importante ressaltar que a escala de estudo é um aspecto fundamental na

detecção de padrões ecológicos ou biogeográficos. Portanto, o tamanho da metacomunidade considerada como área de estudo pode influenciar na quantificação da importância relativa do efeito do ambiente e do espaço em metacomunidades (Mykrä, Heino & Muotka 2007). Para conjuntos de dados de comunidades avaliados pela meta-análise de Cottenie (2005), que incluíam os ecossistemas de riachos e organismos com dispersão ativa, a distinção quanto à dinâmica de metacomunidade preponderante variou conforme a escala espacial do estudo: áreas de estudo menores que 948 km<sup>2</sup> foram mais relacionadas com *species sorting e mass effect*, enquanto para escalas espaciais maiores que 948 km<sup>2</sup>, os processos puramente espaciais predominaram. Especificamente para metacomunidade de riachos, Heino *et al.* (2012) não encontraram diferenças em relação ao fator mais determinante na estruturação da metacomunidade entre organismos com capacidades de dispersão distintos (diatomáceas, briófitas e macroinvertebrados bentônicos). Para estes autores, todas as metacomunidade avaliadas foram estruturadas principalmente por fatores ambientais, tanto em áreas de estudo pequenas (150km<sup>2</sup>) quanto em áreas de tamanho intermediário (2150 km<sup>2</sup>). Porém, ao trabalharmos com escalas ainda maiores, os padrões de diversidade podem ser melhor descritos principalmente por processos neutros, como demonstra Muneeppeerakul *et al.* (2008) para a metacomunidade de peixes de uma grande bacia hidrográfica de proporções continentais. Em um trabalho com macroinvertebrados bentônicos, Mykrä *et al.* (2007) compararam os efeitos ambientais e espaciais para metacomunidade de macroinvertebrados em diferentes escalas. Os autores concluíram que a importância do ambiente local aumentou em áreas de estudos pequenas, apesar do efeito espacial ser um fator

presente até mesmo na estruturação na escala de bacias pequenas. Assim, os três estudos citados acima (Cottenie 2005; Mykrä *et al.* 2007; Heino *et al.* 2012) concordam que o aumento do efeito espacial em escala de estudo maiores é resultado da limitação à dispersão, visto que áreas maiores dificultaram a colonização.

Da mesma maneira, áreas de estudo menores tendem a ser mais estruturadas por efeitos ambientais, mas a importância de cada variável ambiental é fortemente influenciada pelo contexto. Ou seja, as variáveis ambientais importantes em uma bacia, podem não ser importantes em outra.

Por outro lado, Padial *et al.* (2014) observaram uma maior limitação à dispersão em organismos com maior tamanho corporal como os peixes. Para De Bie *et al.* (2012), os efeitos espaciais foram importantes para as comunidades de peixes, tanto em áreas de estudo pequenas, quanto em médias e grandes, sendo que as variáveis ambientais explicaram relativamente pouco da variação biológica destas comunidades, quando comparadas com insetos voadores.

Levando em consideração a pequena extensão da bacia hidrográfica do Maquiné (550,5 km<sup>2</sup>), meus resultados foram compatíveis com o esperado para esta escala de estudo, porém, levando em consideração o grupo taxonômico com o qual trabalhei, a ausência de efeitos espaciais significativos difere dos padrões observados na literatura (Hitt & Angermeier 2008; Shurin, Cottenie & Hillebrand 2009; De Bie *et al.* 2012; Padial *et al.* 2014). Este resultado diferente do esperado pode estar relacionado não apenas com o tamanho da bacia, mas com o fato de que os pontos de coleta estarem localizados apenas na porção mais baixa da bacia, mais próximas dos fundos de vale. Ao longo da área estudada, a média de

altura das barreiras (pontes e ambientes encachoeirados) foi de 0,48 m (desvio padrão = 1,64). Assim, como os pontos de coleta não abrangeram os elementos que provavelmente são os maiores causadores de limitação para dispersão dentro desta bacia, que seriam as cascatas (de até 40 m de altura), estes padrões espaciais não foram capturados.

A fim de observar padrões espaciais não capturados neste estudo, uma alternativa futura seria a realização de um trabalho em uma escala espacial maior, abrangendo pontos na bacia desde as nascentes dos riachos nos Campos de Cima da Serra, além de outras bacias que possuem histórias geológicas ligadas à formação da bacia do Maquiné. O segundo objetivo deste estudo foi criar um modelo de conectividade espacial que maximize a correlação com as dissimilaridades entre as comunidades locais de peixes. Porém, mesmo incorporando diversas variáveis de custo para a dispersão, os melhores modelos não foram satisfatórios para explicar as dissimilaridades ictiológicas entre os trechos de amostragem. Desta forma, não foi possível observar um padrão claro de preponderância de uma ou mais variáveis de custo e assim selecionar um modelo de custo adequado.

Uma das variáveis de custo testada foi a distância ao longo do curso do rio. Era esperado que esta fosse uma variável importante, porém teria seu efeito mascarado por outros efeitos inerentes à estrutura dendrítica da rede de drenagem. Meus resultados, entretanto, não apresentaram um grande efeito da distância pelo curso do rio, tanto como variável isolada quanto em combinação com outras variáveis de custo entre as comunidades como a presença de barreiras. Inicialmente, os maiores valores de correlação com as

dissimilaridades biológicas foram os que atribuíram peso à altura máxima de pontes e cachoeiras, porém, segundo o procedimento de validação cruzada, estes modelos encontrados não podem ser considerados para se fazer generalizações. Assim, posso assumir que estas barreiras não são variáveis importantes na estruturação desta metacomunidade. Nislow *et al.* (2011) também testaram o efeito de passagens de rodovias sobre riachos de pequena ordem, porém, diferentemente do meu resultado, constataram que a presença de barreiras classificadas *a priori* como intransponíveis à migração rio acima foram associadas com a redução da abundância e da diversidade de peixes residentes do riacho na escala de microbacia. Por outro lado, em estudos de comunidades de peixes bentônicos similares ao meu sistema, também não houve um padrão claro quanto ao impacto de pequenas barragens no curso do rio (Cumming 2004; Harford & McLaughlin, 2007). Ao realizar uma avaliação do efeito de barragens com dados de 13.628 localidades de coleta, Cumming (2004) observou que apesar de apresentarem um efeito significativo sobre a riqueza de espécies rio abaixo, este efeito foi pequeno em comparação com a influência de outros fatores como a vazão e as temperaturas altas do verão. Além disto, este autor argumenta que riachos com uma maior variação temporal de sua vazão podem facilitar a movimentação através das barreiras, caso esta venha a ser inundada. No caso da bacia do Maquiné, a topografia da região (ver seção *Área de Estudo*) torna os riachos propícios a grandes variações de vazão. Assim, os efeitos das barreiras podem ser atenuados durante os períodos de cheia, quando as pontes de concreto se encontram submersas. Em relação ao tamanho do efeito causado por barreiras sobre a fauna de peixes bentônicos, Harford & McLaughlin (2007)

concluíram que protocolos que quantificam este efeito normalmente chegam a resultados imprecisos e que este efeito comumente é confundido com o efeito de outras características da paisagem dos riachos como área e a declividade da microbacia, a porcentagens de certos tipo de substrato, a porcentagem de certas classes de uso do solo, o clima da bacia e a localização dentro da rede hidrológica. As barreiras estudadas por estes autores tinham o objetivo de limitar a dispersão de uma espécie invasora de lampreia (*Petromyzon marinus*) e constituíam-se em barragens artificiais, muito semelhantes às pontes de concreto avaliadas em meu estudo. Porém, como testei o efeito de cada variável de paisagem (distância pelo curso do rio, proporção de poções, área de drenagem da microbacia a montante, declividade e sinuosidade) separadamente e em conjunto com as variáveis físicas das barreiras, posso afirmar que, em meu estudo, o efeito das barragens não foi confundido com estas características específicas.

Levando em consideração que pequenos peixes bentônicos têm a sua movimentação na ordem de apenas algumas dezenas de metros, mesmo por extensos períodos de tempo (Hill & Grossman 1987; Rodriguez 2002; Ovidio *et al.* 2009), a dispersão entre as comunidades pode não ter um efeito grande o suficiente para ocasionar um mecanismo de *mass effect* na metacomunidade da bacia e portanto o ambiente pode selecionar as espécies que serão mantidas. Neste caso, assim como Becker (2002), posso levantar a hipótese de que a manutenção da comunidade local ao longo do tempo, inclusive passando por distúrbios de enxurradas, depende mais da sobrevivência de indivíduos adultos através da utilização de refúgios locais e da tolerância fisiológica do que da dispersão de indivíduos vindos de outros trechos mais distantes da bacia, sendo

esta uma questão interessante a ser testada diretamente em trabalhos futuros. Além disto, Harvey (1987) constatou alta mortalidade de larvas (indivíduos com menos de 10 mm de comprimento total) em eventos de inundação, tanto em riachos naturais como em riachos artificiais. Portanto, a possibilidade de movimentação passiva para a jusante e posterior colonização por larvas não seria um mecanismo viável para a dispersão. Contudo, os autores observaram que a habilidade de resistência a fortes correntezas dos indivíduos aumenta rapidamente à medida que os indivíduos crescem, sendo que estes peixes maiores conseguem ocupar melhor áreas do riacho com menores velocidades, como locais mais próximos ao fundo e laterais do canal, que servem de refúgio em eventos de distúrbio.

Em uma bacia hidrográfica pequena (59,6 km<sup>2</sup>), Matthews *et al.* (2013) observaram uma estabilidade de longa duração para a comunidade de peixes, sendo que eventos como grandes secas provocaram uma mudança abrupta e direcional na composição de espécies. Entretanto, após algum tempo de volta às condições de chuvas normais, a comunidade voltou ao estado que estava anteriormente, demonstrando a alta resiliência frente a distúrbios e a manutenção da estrutura geral de uma comunidade em uma área pequena, que pode ser comparada as sub-bacias de meu estudo. Esta comparação pode ser feita devido a diversas semelhanças entre a bacia de Brier Creek e as sub-bacias que compõe a bacia do Maquiné. Ambos são riachos com estrutura de poções e corredeiras intercalados, com área de drenagem semelhante e com a tendência à ocorrência de eventos de cheias erosivas que modificam o leito do riacho, formando ou destruindo áreas de poções. Além disto, algumas sub-bacias do Maquiné como

Pinheiro ou Água Parada estão sujeitas a secas, o que pode ser comparável aos eventos de secas que ocorrem na bacia de Brier Creek.

Um outro fator, não contemplado neste estudo, também pode ter afetado a dispersão dos peixes na bacia. Jackson *et al.* (2001) chamam atenção para os efeitos conflitantes da predação. Em um primeiro momento, a presença de locais (geralmente ambientes de poções) com predadores reduziriam a taxa de movimentação das presas, justificando este tipo de ambiente como uma barreira à dispersão. Por outro lado, a presença de predadores pode ter também o efeito contrário. Segundo observado por Gilliam & Fraser (2001), a necessidade de procurar por locais mais adequados (sem a presença do predador) estimulam a movimentação das espécies e em casos extremos leva inclusive à dispersão através de possíveis barreiras como cachoeiras a fim de escapar da predação. Porém, não observei este efeito em meus resultados, indicando que esta variável (proporção de poções no trecho) não afeta significativamente a dispersão de peixes que habitam as corredeiras.

De forma geral, na escala de estudo adotada em meu trabalho, o aumento da dissimilaridade entre comunidades foi relacionado principalmente com às diferenças entre as condições ambientais, sem efeito significativo da distância espacial, sendo ela Euclidiana ou pelo curso do rio, nem com a distância de custo, que representa as possíveis dificuldades à dispersão dentro da bacia. Não foi possível observar um padrão claro de preponderância de uma ou mais variáveis de custo medidas. Assim, posso concluir que para a bacia hidrográfica do Maquiné, a variação entre os ambientes locais é um fator importante (correlação de 0,27) para explicar as dissimilaridades entre as comunidade locais de peixes



bentônicos de corredeiras. Porém, grande parte da variação biológica não foi explicada por nenhuma variável mensurada, indicando que fatores como as incidências de enxurradas, deslizamentos e secas podem estar afetando a estocasticidade das comunidades biológicas da bacia do rio Maquiné.

## 5. Referências Bibliográficas

- Altermatt F. (2013) Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology* **47**, 365–377.
- Astorga A., Oksanen J., Luoto M., Soininen J., Virtanen R. & Muotka T. (2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* **21**, 365–375.
- Baguette M. & Dyck H. (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* **22**, 1117–1129.
- Bass Becking L.G.M. (1934) *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. (Ed. W.P. Van Stockum & Zoon), The Hague, the Netherlands.
- Becker F.G. (2002) *Distribuição e abundância de peixes de corredeiras e suas relações com características de hábitat local, bacia de drenagem e posição espacial em riachos de Mata Atlântica (bacia do rio Maquiné, RS, Brasil)*. Universidade Federal de São Carlos.
- Becker F.G., Irgang G. V, Hasenack H., Vilella F.S. & Verani N.F. (2004) Land cover and conservation state of a region in the Southern limit of the Atlantic Forest (river Maquiné basin, Rio Grande do Sul, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* **64**, 569–582.
- Benda L., Poff N.L., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pess G., *et al.* (2004) The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. *BioScience* **54**, 413.
- De Bie T., De Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., *et al.* (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters* **15**, 740–7.
- Bisson P.A., Nielsen J.L., Palmason R.A. & Grove L.E. (1982) A system of naming habitat types in small streams, with examples of habitat utilization by salmonids during low streamflow. In: *Acquisition and utilization of aquatic*

- habitat inventory information*. (Ed. N.B. Armantrout), pp. 62–73. American Fisheries Society, Western Division, Portland.
- Bjorholm S., Svenning J.-C., Skov F. & Balslev H. (2008) To what extent does Tobler's 1st law of geography apply to macroecology? A case study using American palms (Arecaceae). *BMC ecology* **8**, 11.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecological Society of America Stable* **73**, 1045–1055.
- Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Campbell Grant E.H., Hitt N.P., Maloney K.O., *et al.* (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**, 165–75.
- 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 of the United States of America* **109**, 5761–5766.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters* **8**, 1175–82.
- Csardi G. & Nepusz T. (2006) The igraph software package for complex network research.
- Cumming G.S. (2004) The impact of low-head dams on fish species richness in Wisconsin, USA. *Ecological Applications* **14**, 1495–1506.
- Dray S., Legendre P. & Peres-Neto P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices ( PCNM ). *Ecological Modelling* **196**, 483–493.
- ESRI (2008) Arcgis 9.3.
- Faith D.P., Minchin P.R. & Belbin L. (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* **69**, 57–68.
- Gilliam J.F. & Fraser D.F. (2001) Movement in corridors: enhancement by predation threat, disturbance and habitat structure. *Ecology* **82**, 258–273.
- Harford W.J. & McLaughlin R.L. (2007) Understanding uncertainty in the effect of low-head dams on fishes of great lakes tributaries. *Ecological Applications* **17**, 1783–1796.

- Harvey B.C. (1987) Susceptibility of Young-of-the-Year Fishes to Downstream Displacement by Flooding. *Transactions of the American Fisheries Society* **116**, 851–855.
- Hasenack H. & Weber E. (2010) Base cartográfica vetorial contínua do Rio Grande do Sul.
- Heino J. (2013) Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? *Oecologia* **171**, 971–80.
- Heino J., Grönroos M., Soininen J., Virtanen R. & Muotka T. (2012) Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos* **121**, 537–544.
- Hitt N.P. & Angermeier P.L. (2008) Evidence for fish dispersal from spatial analysis of stream network topology. *Journal of the North American Benthological Society* **27**, 304–320.
- Hubbell S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Jackson D.A., Peres-Neto P.R. & Olden J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 157–170.
- Jacobson B. & Peres-Neto P.R. (2009) Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology* **25**, 495–507.
- Jenkins D.G. & Buikema A.L. (1998) Do Similar Communities Develop in Similar Sites? A Test with Zooplankton Structure and Function. *Ecological Monographs* **68**, 421.
- Kanno Y., Russ W.T., Sutherland C.J. & Cook S.B. (2012) Prioritizing aquatic conservation areas using spatial patterns and partitioning of fish community diversity in a near-natural temperate basin. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **22**, 799–812.
- Kim S. (2012) Partial and Semi-partial (Part) correlation. *R package version 1.0*.
- Landeiro V.L., Magnusson W.E., Melo A.S., Espírito-Santo H.M. V. & Bini L.M. (2011) Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology* **56**, 1184–1192.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601–613.

- Logue J.B., Mouquet N., Hannes P. & Hillebrand H. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution* **26**, 482–91.
- Magalhães M.F., Batalha D.C. & Collares-Perreira M.J. (2002) Gradients in stream fish assemblages across a Mediterranean landscape: contributions of environmental factors and spatial structure. *Freshwater Biology* **47**, 1015–1031.
- Malabarba L.R., Neto P.C., Bertaco V. de A., Carvalho T.P. & Santos J.F. dos L.G.S.A. (2013) *Guia de Identificação dos peixes da Bacia do Rio Tramandaí*. Editora Via Sapiens, Porto Alegre.
- Matthews W.J., Marsh-Matthews E., Cashner R.C. & Gelwick F. (2013) Disturbance and trajectory of change in a stream fish community over four decades. *Oecologia* **173**, 955–969.
- Mulvihill C., Soil G. & District W. (2003) *Guidelines for characterizing fish habitat in wadeable streams of the Catskill Mountain region, New York*. U.S. Geological Survey, New York.
- 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.
- Mykrä H., Heino J. & Muotka T. (2007) Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 149–159.
- Nekola J.C. & White P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* **26**, 867–878.
- Nislow K.H., Hudy M., Letcher B.H. & Smith E.P. (2011) Variation in local abundance and species richness of stream fishes in relation to dispersal barriers: implications for management and conservation. *Freshwater Biology* **56**, 2135–2144.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., *et al.* (2013) *Vegan: Community Ecology Package*. *R package version 2.0-10*.
- Ovidio M., Dettaille A., Bontinck C. & Philippart J. (2009) Movement behaviour of the small benthic Rhine sculpin *Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005) as revealed by radio-telemetry and pit-tagging. *Hydrobiologia* **636**, 119–128.
- Padial A. a, Ceschin F., Declerck S. a J., De Meester L., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F. a, *et al.* (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PloS one* **9**, e111227.

- Ricklefs R.E. (2008) Disintegration of the Ecological Community. *The American Naturalist* **172**, 741–750.
- Ricklefs R.E. & Latham R.E. (1993) Global Patterns of Diversity in Mangrove Floras. In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. (Eds R.E. Ricklefs & D. Shuluter), pp. 215–229. University of Chicago Press.
- Ricklefs R.E., Schwarzbach A.E., Renner S.S. & Uri S. (2006) Rate of Lineage Origin Explains the Diversity Anomaly in the World ' s Mangrove Vegetation . Rate of Lineage Origin Explains the Diversity Anomaly in the World ' s Mangrove Vegetation. *The American Naturalist* **168**, 805–810.
- Rodriguez M.A. (2002) Restricted movement in stream fish: the paradigm incomplete, not lost. *Ecology* **83**, 1–13.
- Sevegnani L. & Baptista L.R. de M. (1996) Composição florística de uma floresta secundária no âmbito da Floresta Atlântica, Maquiné, RS. *Sellowia* **45-48**, 47–71.
- Shurin J.B., Cottenie K. & Hillebrand H. (2009) Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia* **159**, 151–9.
- Soininen J., McDonald R. & Hillebrand H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* **30**, 3–12.
- Sutherland W.J. (2006) *Ecological Census Techniques: a handbook*, 2nd edn. Cambridge University Press, New York.
- Tobler W.R. (1970) A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region. *Economic Geography* **46**, 234–240.
- Tuomisto H. & Ruokolainen K. (2006) Analyzing or explaining Beta diversity? Understanding the target of different methods of analysis. *Ecology* **87**, 2697–2708.
- Urban D. & Keitt T. (2001) Landscape Conectivity: a Graph Theoretic Perspective. *Ecology* **82**, 1205–1218.
- Valente L.M., Savolainen V., Manning J.C., Goldblatt P. & Vargas P. (2011) Explaining disparities in species richness between Mediterranean floristic regions: a case study in *Gladiolus* (Iridaceae). *Global Ecology and Biogeography* **20**, 881–892.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **37**, 130–137.

- Winegardner A.K., Jones B.K., Ng I.S.Y., Siqueira T. & Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends in ecology & evolution* **27**, 253–254.
- De Wit R. & Bouvier T. (2006) “Everything is everywhere, but, the environment selects”; what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environmental microbiology* **8**, 755–8.

## 6- Apêndice

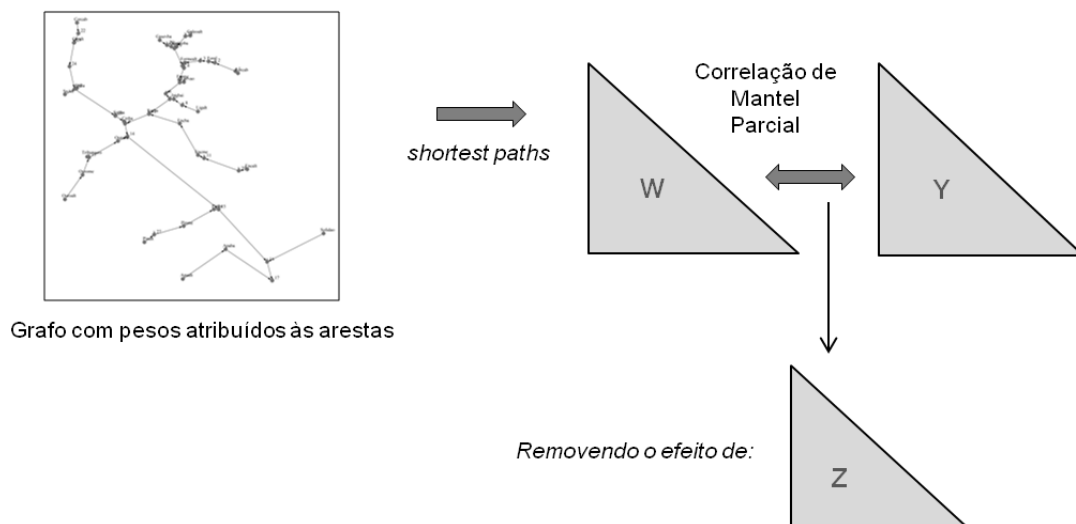
	Var1	Var2	Var3	...	Var8
Comb1	0	0	0	0	0
Comb2	0.5	0	0	0	0
Comb3	1	0	0	0	0
Comb4	0	0.5	0	0	0
Comb5	0.5	0.5	0	0	0
Comb6	1	0.5	0	0	0
Comb7	0	1	0	0	0
Comb8	0.5	1	0	0	0
Comb9	1	1	0	0	0
...	...	...	...	...	...
Comb 6561	1	1	1	1	1

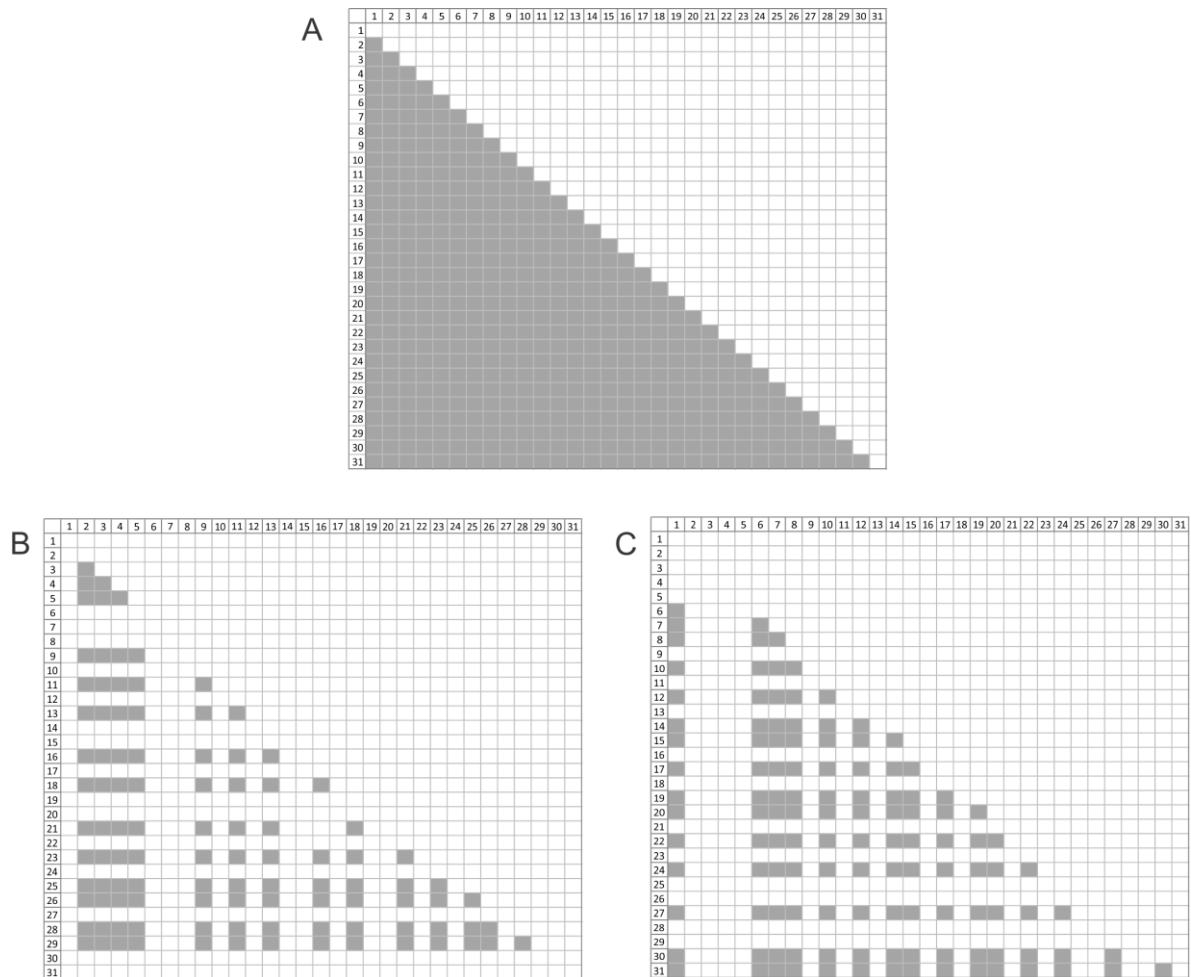
	Var 1	Var2	...	Var8
Aresta1				
Aresta2				
Aresta3				
Aresta4				
Aresta5				
...				
...				
...				
...				
Aresta 57				

Linhas =  $3^8$  variáveis = 6561 combinações

A cada rodada de uma linha de combinação de pesos, calculo a correlações parciais da Distância de Custo gerada com a Distância Biológica.



Apêndice 1 - Figura esquemática mostrando o procedimento de multiplicação de cada combinação de pesos pela matriz de custos, sua incorporação no grafo da bacia e o cálculo da correlação com a matriz de distâncias biológicas (Y) através de Mantel parcial, removendo o efeito da dissimilaridade ambiental (Z). Este procedimento foi repetido por 6561 vezes, até que todas as combinações de pesos possíveis tenham sido utilizadas.



Apêndice 2 - Demonstração do sorteio dos subconjuntos treino (B), e teste (C) a partir da matriz de Distância de Custo com todas as 31 unidades amostrais (A). O subconjunto treino utiliza as dissimilaridades referente a 15 unidades amostrais sorteadas enquanto que o subconjunto teste utiliza as 16 unidades amostrais complementares