

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

JEAN CARLO GONÇALVES ORTEGA

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura de comunidades

Maringá
2017

JEAN CARLO GONÇALVES ORTEGA

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura de comunidades

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Coorientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá
2017

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

O77e Ortega, Jean Carlo Gonçalves, 1989-
Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura de comunidades / Jean Carlo
Gonçalves Ortega. -- Maringá, 2017.
91 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.
Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini
Coorientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. Ecologia de comunidades - Riqueza de espécies - Planície de inundação - Cuiabá,
Rio, Bacia. 2. Diversidade beta. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de
Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos
Continentais.

CDD 23. ed. -577.82098172
NBR/CIP - 12899 AACR/2

JEAN CARLO GONÇALVES ORTEGA

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura de comunidades

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Juliana Déo Dias
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

Prof. Dr. Pitágoras Augusto Piana
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE)

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 03 de outubro de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Para minha chuchuzinha.

AGRADECIMENTOS

A construção dessa etapa de minha formação foi feita "a várias mãos". Agradeço aos meus pais (Juca e Cida) por todo o apoio que deram a minha educação e passos que tomei em minha vida - vocês são essenciais! À minha esposa (Angélica) e filha (Lívia) pelos momentos de descontração e por me levantarem nos tropeços ao longo do caminho. Aos meus irmãos (Marcelo e Fábio) por firmarem minhas opiniões sobre o caminho que escolhi. Aos meus amigos que fiz durante esse período que amenizaram a saudade de casa, pelas parcerias e ensinamentos (em especial Dani, Nat, Vini, Herick, Lô, Bia, Fabrício, Rosa, Ani, Mirtha, Larissa, Angela, Raffa, Jesus e Luciano).

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado e apoio nos estudos que realizei. Agradeço aos funcionários do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) da Universidade Estadual de Maringá por todo o suporte e ajuda em diferentes trabalhos desenvolvidos durante minha pós-graduação. Em particular agradeço imensamente Aldenir, Jocemara, Salete e João por todo o suporte.

Agradeço à S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, J. D. Dias, L. C. Gomes, P. A. Piana, H. S. Santana e D. K. Petsch pelas críticas em versões preliminares desse manuscrito. Agradeço aos meus mentores Mauricio, Nei, Angelo, Karla, Luis, Jerry e Lúcia pelos ensinamentos, desenvolvimento da minha formação como pesquisador e ajuda nos percalços da vida/pós-graduação!

"Filhos são criados para o mundo..."
(Anônimo; mas recitado inúmeras vezes
por D. Cida)

"If I have seen further than others, it is
by standing upon the shoulder of giants."
Sir Isaac Newton

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura de comunidades

RESUMO

Estudos comumente reportam correlações positivas entre a heterogeneidade ambiental e aspectos da estrutura da comunidade, como riqueza de espécies e diversidade beta. Contudo, evidências sugerindo ausência de efeito ou relações negativas também são observadas. Avaliou-se o efeito da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza de espécies em diferentes ecossistemas, grupos taxonômicos, escalas espaciais e delineamentos experimentais por uma revisão sistemática e meta-análise. Observou-se que a heterogeneidade ambiental tem um efeito positivo sobre a riqueza de espécies, independente de diferenças em delineamentos experimentais, escalas espaciais, grupos taxonômicos, tipo de ecossistema ou do tipo de heterogeneidade ambiental mensurada. Contudo, os experimentos avaliados não buscam avaliar os processos subjacentes à esta relação. Avaliou-se se processos de nicho e neutros influenciam a variação na composição de espécies de peixes em bancos de macrófitas em lagoas da planície de inundação do rio Cuiabá e se essa relação altera-se conforme a escala espacial considerada. Avaliou-se como variáveis substitutas à processos neutros (riqueza de espécies), de nicho (heterogeneidade ambiental) e isolamento (distância da lagoa ao rio) influenciam a diversidade beta. A heterogeneidade ambiental influenciou negativamente a diversidade beta somente em maior escala espacial. O isolamento correlacionou-se positivamente com a diversidade beta. Os resultados observados sugerem que processos relacionados à diversidade beta mudam segundo a escala espacial considerada. Enquanto efeitos neutros de amostragem operam em pequena escala, processos de nicho e dispersão operam em maiores escalas espaciais.

Palavras-chave: Ecologia de comunidades. Padrões. Processos. Heterogeneidade de *habitat*. Riqueza de espécies. Composição. Diversidade beta.

Effect of environmental heterogeneity on community structure

ABSTRACT

Studies commonly report positive correlations between environmental heterogeneity and aspects of community structure, such as species richness and beta diversity. However, evidence suggesting no effect or negative relationships are also observed. The effect of environmental heterogeneity on species richness was evaluated in different ecosystems, taxonomic groups, spatial scales and experimental designs by a systematic review and meta-analysis. A positive effect of environmental heterogeneity on species richness was observed, do not depend of differences in experimental designs, spatial scales, taxonomic groups, type of ecosystem or the type of environmental heterogeneity measured. However, the evaluated experiments do not seek to understand processes underlying this relationship between environmental heterogeneity and species richness. The effect of niche and neutral processes on fish species composition variation in macrophytes stands in the Cuiabá River floodplain lakes was evaluated and whether the relationship changes according to the spatial scale considered. The effect of proxy variables of neutral (species richness), niche (environmental heterogeneity) and isolation (distance from pond to river) process on beta diversity was also evaluated. Environmental heterogeneity negatively correlated to beta diversity only on a larger spatial scale. Isolation correlated positively with beta diversity. The results suggest that processes related to beta diversity change according to the spatial scale considered. While neutral sampling effects operate on a small scale, niche processes and dispersion operate at larger spatial scales.

Keywords: Community ecology. Pattern. Process. Habitat heterogeneity. Species richness. Composition. Beta diversity.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Oecologia* e *Ecology of Freshwater Fish*. Disponíveis em:

<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/442?print_view=true&detailsPage=pltdi_1989608>

<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1600-0633/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1600-0633/homepage/ForAuthors.html)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
	REFERÊNCIAS	13
2	EXPERIMENTS REVEAL THAT ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY INCREASES SPECIES RICHNESS BUT THEY ARE RARELY DESIGNED TO DETECT THE UNDERLYING MECHANISMS	16
2.1	INTRODUCTION	17
2.2	METHODS.....	19
2.2.1	SEARCH PROTOCOL	19
2.2.2	DATA COMPILATION.....	22
2.2.3	DATA ANALYSIS.....	23
2.3	RESULTS	26
2.4	DISCUSSION.....	32
	REFERENCES	36
	APPENDIX A - Search protocol with the terms and combinations used	42
	APPENDIX B - Effect-size computation and conversion formulas	43
	Conversion of different effect sizes to g	43
	REFERENCES	44
	APPENDIX C - Correlations among moderators.....	45
	REFERENCES	45
	APPENDIX D - R script used for analyses.....	46
3	INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL, ISOLAMENTO E ESCALA ESPACIAL NA VARIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE PEIXES.....	53
3.1	INTRODUÇÃO	55
3.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	57
3.2.1	ÁREA DE ESTUDO	57
3.2.2	COLETA DE DADOS	58
3.2.3	ANÁLISE DE DADOS.....	59
3.2.3.1	Escala local: escala de banco de macrófitas	59
3.2.3.2	Escala de lagoa.....	62
3.3	RESULTADOS.....	63
3.3.1	ESCALA LOCAL: ESCALA DE BANCO DE MACRÓFITAS	63

3.3.2	ESCALA DE LAGOA	66
3.4	DISCUSSÃO	69
	REFERÊNCIAS	72
	APÊNDICE E - Posição geográfica, dados abióticos e cobertura de macrófitas nas lagoas da Reserva Particular do Patrimônio Natural - SESC Pantanal	80
	APÊNDICE F - Comparação de modelos lineares generalizados de efeitos mistos utilizando distância de Sørensen ou de Bray-Curtis como variável resposta e diagnóstico do modelo	81
1	Avaliação do tipo de distância utilizada para estimar a singularidade na composição de espécies	81
2	Avaliação de multicolinearidade, pressupostos e diagnóstico do modelo linear	83
	REFERÊNCIAS	84
	APÊNDICE G - Resultados dos modelos lineares de quadrados mínimos generalizados (GLS) utilizando diferentes estruturas de correlação espacial, comparação de GLS utilizando distância de Sørensen ou de Bray-Curtis como variável resposta e diagnóstico do modelo	85
1	Avaliação de diferentes estruturas de correlação espacial.....	85
2	Avaliação do tipo de distância utilizada para estimar a diversidade beta	86
3	Avaliação de multicolinearidade, pressupostos e diagnóstico do modelo linear	88
	REFERÊNCIAS	89
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	91

1 INTRODUÇÃO GERAL

Heterogeneidade ambiental é uma variável central na teoria do nicho (HUTCHINSON, 1959; CHASE; LEIBOLD, 2003; STEIN; KREFT, 2015). Os estudos conduzidos até hoje visaram avaliar o efeito da heterogeneidade ambiental tanto como padrões *per se* como quanto mecanismos subjacentes ao efeito de uma segunda variável sobre diferentes aspectos da estrutura de comunidades. Exemplos de tais padrões são a relação Heterogeneidade–Riqueza de espécies (MACARTHUR; MACARTHUR, 1961; STEIN et al., 2014; LOKE; TODD, 2016) e a relação Heterogeneidade–Diversidade beta (CHASE, 2007; ASTORGA et al., 2014; HEINO et al., 2015a). Exemplos notáveis da heterogeneidade ambiental como mecanismo subjacente, são a hipótese de maior heterogeneidade em *habitat* maiores (mecanismo subjacente à relação espécie–área; DRAKARE et al., 2006) e a hipótese de maior heterogeneidade em menores latitudes (mecanismo subjacente ao gradiente latitudinal de diversidade; FIELD et al., 2009).

Independentemente da avaliação da heterogeneidade ambiental como padrão ou processo a expectativa é que o efeito dessa variável seja positivo em diferentes aspectos da estrutura da comunidade. Por exemplo, seguindo a teoria de nicho, é possível esperar que a heterogeneidade ambiental leva a aumento na diversidade por acomodar nichos de um maior número de espécies (para riqueza de espécies; MACARTHUR; MACARTHUR, 1961; CHASE; LEIBOLD, 2003; STEIN et al., 2014) ou de um maior número de espécies diferentes (diversidade beta; MAY; MACARTHUR, 1972; CHASE; LEIBOLD, 2003; HEINO et al., 2015a; ZORZAL-ALMEIDA et al., 2017). Contudo, relações negativas ou ausência de efeito da heterogeneidade em diferentes comunidades também são frequentes (CARVALHO; CARDOSO, 2014; HEINO et al., 2015b; ZORZAL-ALMEIDA et al., 2017).

Meta-análise é uma ferramenta para sumarizar quantitativamente estudos sobre o efeito da heterogeneidade ambiental na riqueza de espécies (BORENSTEIN et al., 2009). O uso de meta-análise para sumarizar a literatura sobre a relação heterogeneidade riqueza é oportuno porque uma quantidade considerável de estudos tem sido publicados avaliando essa relação desde o trabalho seminal de MACARTHUR & MACARTHUR (1961) sobre o padrão de aumento de riqueza de espécies de aves em função da diversidade de folhagens (uma das variáveis substitutas de heterogeneidade ambiental; CUNHA et al., 2012; STEIN; KREFT, 2015). De fato, ao nosso conhecimento, três meta-análises foram publicadas sobre o tema (LUNDHOLM, 2009; TAMME et al., 2010; STEIN et al., 2014). Contudo, estas ou foram taxonomicamente restritas (LUNDHOLM, 2009; TAMME et al., 2010) ou avaliaram a relação entre heterogeneidade ambiental e riqueza (HA-S) somente em estudos observacionais

conduzidos em ecossistemas terrestres em amplas escalas geográficas (STEIN et al., 2014). No primeiro segmento da presente tese, conduziu-se uma extensa revisão sistemática e meta-análise sobre a relação HA-S, utilizando diferentes ecossistemas, grupos taxonômicos e delineamentos experimentais, tanto em pequenas quanto em escalas espaciais mais amplas. Além de sumarizar o tamanho de efeito dessa relação e explorar potenciais causas de variação, também avaliou-se os estudos conduzidos visaram avaliar possíveis mecanismos subjacentes a relação HA-S. Observou-se que a relação positiva entre HA-S é conspícua, mas frequentemente os estudos realizados não buscaram explorar os mecanismos subjacentes ao efeito da heterogeneidade ambiental.

No segundo segmento da presente tese, avaliou-se processos neutros e de nicho influenciam a variação na composição (singularidade e diversidade beta) de peixes associados à bancos de macrófitas em lagoas da planície de inundação do rio Cuiabá. Além disso, avaliou-se esses processos variam em função da escala espacial e como variáveis chave de processos neutros (riqueza de espécies de peixes), de nicho (densidade do banco de macrófita, uma variável substituta para heterogeneidade ambiental; *sensu* PELICICE et al., 2008; STEIN; KREFT, 2015;) e isolamento (distância da lagoa ao rio) influenciam a variação na composição. Observou-se que processos neutros influenciam a variação da composição em pequenas escalas, enquanto processos de nicho influenciam esse atributo da estrutura de comunidades em maiores escalas. Em maiores escalas espaciais, o isolamento correlacionou-se positivamente à diversidade beta. A heterogeneidade ambiental influenciou a variação da composição somente em maior escala espacial, onde correlacionou-se negativamente à diversidade beta.

REFERÊNCIAS

- ASTORGA, A.; DEATH, R.; DEATH, F.; PAAVOLA, R.; CHAKRABORTY, M.; MUOTKA, T. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: The case of New Zealand stream invertebrates. **Ecology and Evolution**, v. 4, p. 2693–2702, 2014.
- BORENSTEIN, M.; HEDGES, L. V.; HIGGINS, J. P. T.; ROTHSTEIN, H. R. **Introduction to meta-analysis**. Chichester: Wiley, 2009.
- CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P. Drivers of beta diversity in Macaronesian spiders in relation to dispersal ability. **Journal of Biogeography**, v. 41, p. 1859–1870, 2014.

- CHASE, J. M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, p. 17430–17434, 2007.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches**: Linking classical and contemporary approaches. Chicago: The University of Chicago Press, 2003.
- CUNHA, E. R.; MICHELAN, T. S.; KOVALENKO, K. E.; THOMAZ, S. M. Flying over water: how “On bird species diversity” influenced aquatic ecology. **Hydrobiologia**, v. 685, p. 19–26, 2012.
- DRAKARE, S.; LENNON, J. J.; HILLEBRAND, H. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. **Ecology Letters**, v. 9, p. 215–227, 2006.
- FIELD, R.; HAWKINS, B. A.; CORNELL, H. V.; CURRIE, D. J.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; GUÉGAN, J. F.; KAUFMAN, D. M.; KERR, J. T.; MITTELBACH, G. G.; OBERDOFF, T.; O'BRIEN, E. M.; TURNER, J. R. G. Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. **Journal of Biogeography**, v. 36, p. 132–147, 2009.
- GRENOUILLET, G.; PONT, D.; SEIP, K. L. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. **Ecography**, v. 25, p. 641–650, 2002.
- HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 223–241, 2015a.
- HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M.; ALTERMATT, F.; AL-SHAMI, S. A.; ANGELER, D. G.; BONADA, N.; BRAND, C.; CALLISTO, M.; COTTENIE, K.; DANGLES, O.; DUDGEON, D.; ENCALADA, A.; GÖTHE, E.; GRÖNROOS, M.; HAMADA, N.; JACOBSEN, D.; LANDEIRO, V. L.; LIGEIRO, R.; MARTINS, R. T.; MISERENDINO, M. L.; RAWI, C. S. M.; RODRIGUES, M. E.; ROQUE, F. O.; SANDIN, L.; SCHMERA, D.; SGARBI, L. F.; SIMAIKA, J. P.; SIQUEIRA, T.; THOMPSON, R. M.; TOWNSEND, C. R. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and Evolution**, v. 5, 1235–1248, 2015b.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why there are some many kinds of animals? **The American Naturalist**, v. 93, p. 145–159, 1959.
- LOKE, L. H.; TODD, P. A. Structural complexity and component type increase intertidal

- biodiversity independently of area. **Ecology**, v. 97, p. 383–393, 2016.
- LUNDHOLM, J. T. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scales and competing hypothesis. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 377–391, 2009.
- MACARTHUR, R. H.; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, p. 594–598, 1961.
- MAY, R. M.; MACARTHUR, R. H. Niche overlap as a function of environmental variability. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 69, p. 1109–1113, 1972.
- REYNOLDS, H. L.; MITTELBACH, G. G.; DARCY-HALL, D. L.; HOUSEMAN, G. R.; GROSS, K. L. No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. **Journal of Ecology**, v. 95, p. 723–733, 2007.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, p. 866–880, 2014.
- STEIN, A.; KREFT, H. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, v. 90, p. 815–836, 2015.
- TAMME, R.; HIIESALU, I.; LAANISTO, L.; SZAVA-KOVATS, R.; PÄRTEEL, M. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, p. 796–801, 2010.
- ZORZAL-ALMEIDA, S.; BINI, L. M.; BICUDO, D. C. Beta diversity of diatoms is driven by environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. **Hydrobiologia**, v. 800, p. 7–16, 2017.

2 EXPERIMENTS REVEAL THAT ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY INCREASES SPECIES RICHNESS BUT THEY ARE RARELY DESIGNED TO DETECT THE UNDERLYING MECHANISMS

ABSTRACT

Environmental heterogeneity (EH) plays a central role in hypotheses used to explain distributions of species diversity, but several experiments and field observations have failed to find significant relationships between these two variables. Here, we conducted a meta-analysis of EH–species richness (EH–S) relationships reported for experimental or quasi-experimental studies. We controlled for the lack of independence among effect sizes and additionally performed a cumulative meta-analysis. We found that EH has a consistent positive effect on species richness. This pattern was consistent across spatial scales, methodological issues and among taxonomic groups and realms. Furthermore, our cumulative meta-analysis highlighted that a positive EH–S relationship has been evident for nearly two decades. However, experiments often did not deeply explore the mechanisms underlying the positive relationship between EH and species richness. An ideal experiment that would fill the gap in understanding the underlying mechanisms of EH–S relationship must manipulate EH levels, control for confounding variables and manipulate resource availability and predation pressure. Taken together, our results present a robust pattern for the EH–S relationship, but our understanding of the related mechanisms is still in its infancy.

Key words: Diversity, Species diversity, Habitat heterogeneity, Meta-analysis, Systematic review.

2.1 INTRODUCTION

The search for factors underlying spatial and temporal variation in biological diversity has been a recurring theme in ecology. In a pioneering study, MacArthur and MacArthur (1961) observed a positive correlation between “foliage height diversity” and bird species richness. After this study, many others have tested the hypothesis of a positive correlation between environmental heterogeneity (EH) and species richness (heterogeneity–diversity hypothesis; e.g., Tews et al. 2004 and references therein). These studies indicate that EH is a key correlate of variations in species richness (Stein et al. 2014). The relationship between EH and species diversity has been found to be associated with a set of mechanisms. For instance, an increase in EH can enhance species coexistence by weakening competitive interactions and increasing the availability of refuges against predation and disturbances (Warfe and Barmuta 2006; MacKenzie et al. 2012; Tokeshi and Arakaki 2012). Moreover, an increase in ambient energy availability with increasing EH has also been reported to explain positive relationships between species richness and EH (Taniguchi and Tokeshi 2004; Warfe and Barmuta 2006).

Despite the massive empirical evidences of the positive EH-diversity correlation (e.g., Taniguchi et al. 2003; Haddad et al. 2009; Burlakova et al. 2012; Nanjo et al. 2014), some studies suggest that EH can impose chemical or physical restrictions that limit habitat exploration by some species (Dibble et al. 1996; Gibb and Parr 2013), leading to a decrease in species richness where there are high levels of EH. Furthermore, there are studies indicating that EH does not influence species richness (e.g., Grenouillet et al. 2002; Reynolds et al. 2007; Gundale et al. 2011) and that positive relationships can result from artifacts, such as area effects (Matias et al. 2010) or differences in abundance (passive sampling effect; see Grenouillet et al. 2002), because habitats with greater EH tend to have a greater abundance of individuals (Taniguchi and Tokeshi 2004). Unimodal relationships between EH and species richness have also been observed (Dibble et al. 1996; e.g., Flecker and Taylor 2004), which can be explained by possible negative effects of EH on species richness after EH passes a threshold beyond which heterogeneous conditions may restrict habitat exploration due to morphological restrictions (Dibble et al. 1996; McAbendroth et al. 2005; Gibb and Parr 2013). For instance, negative relationships between body size and environmental heterogeneity detected for some taxa, such as ants (Gibb and Parr 2013) and fish (Dibble et al. 1996), suggests that larger-sized species may find difficulties in exploring heterogeneous sites.

In addition to these many investigations, a recent meta-analysis (Stein et al. 2014) quantified the effects of different types of abiotic and biotic EH on species richness in

observational studies conducted only in terrestrial ecosystems and at large spatial scales (areas larger than 10 km²; Stein et al. 2014). They found that species richness correlates positively with EH independent of biological groups, habitat types and spatial scales. However, whether the results found by these authors apply at smaller scales and/or to aquatic environments remained as an unanswered question. For example, ecological patterns and mechanisms vary across different spatial scales (Levin 1992), and the relationship between EH and richness can also be influenced by the spatial scale (Tews et al. 2004; Tamme et al. 2010; Stein et al. 2014). Previous syntheses have observed that the strength of this relationship is positively correlated with spatial grain (Tamme et al. 2010; Stein et al. 2014). Increases in environmental gradients and resource variability at large spatial scales can enhance the effect of EH on species richness (Rensburg et al. 2002).

In regard to the type of ecosystem, for example, the relationship between EH and species richness in aquatic environments may be more pronounced than the one observed for terrestrial environments, owing to at least two causes. First, tridimensional structures are more important in flowing habitats because aquatic organisms may experience greater predation risk than their terrestrial realm counterpart (Tokeshi and Arakaki 2012). Top-down mechanisms tend to be more intense in aquatic environments because in these environments, autotrophs have a smaller body size (Shurin et al. 2006; Rip and McCann 2011) and greater nutritional quality and growth rates than terrestrial autotrophs (Shurin et al. 2006). Therefore, refuges against predation provided by heterogeneous habitats can, theoretically, have a greater effect in aquatic than in terrestrial environments. Second, EH plays a crucial role in the establishment of organisms and resource acquisition because particle-feeding is more common than feeding specialization in the aquatic realm (Tokeshi and Arakaki 2012).

EH can be measured considering biotic and abiotic variables (Stein and Kreft 2015). Therefore, the strength of the EH–Species richness (EH–S henceforward) relationship can vary according to the type of EH that is measured. For instance, Vivian-Smith (1997) observed a positive relationship between plant species richness and topographic variation, whereas Reynolds et al. (2007) observed that variability in nutrient concentration did not affect plant species richness.

Experiments involve some manipulation of the system under study. Very often this manipulation is made to assess causal relationship between a set of variables (Drake & Kramer 2012; Thomaz et al. 2012; Morel-Journel et al. 2015). In this context, the manipulation of EH potentially generates greater effect sizes than those observed in observational studies. The experimental manipulation of EH, however, provides advantages

over observational studies because it controls for confounding effects on species richness. For instance, experimental habitat manipulation allows for the control of area, substrate composition and the release of chemical compounds that, among other factors, can influence diversity. Although some of these sources of variation can be external to the EH–S relationship (e.g., chemical compounds), others may be the underlying mechanisms driving the effects of EH on richness. For example, it is expected that heterogeneous habitats provide greater resource availability [e.g., refuges against predators (Nanjo et al. 2014) and more food or nutrients (Rubach et al. 2011)] which results in a greater species richness than in homogeneous habitats. The joint manipulation of EH and the probable underlying mechanisms (or artifacts) can inform how and why richness varies in relation to EH.

In this study, we expanded the meta-analysis of Stein et al. (2014) by assessing the strengths of EH–S relationships from experimental studies conducted at smaller spatial scales, including those examining aquatic environments. We explored whether the differences in effect sizes can be attributed to differences in taxonomic groups, realms (inland water, marine and terrestrial environments), type of EH manipulation (biotic, chemical, physical or mixed) and spatial scale or to methodological choices (i.e., whether the study controlled for others factors that can explain the EH–S relationship).

2.2 METHODS

2.2.1 Search protocol

We conducted a systematic search on 03-Jul-2015 in the Web of Science™ database. We modified the terms and combinations used by Stein et al. (2014) (Appendix A). We excluded some terms referring to EH that are associated with studies conducted on at large spatial scales terrestrial environments only (e.g., “aspect”, “normalized difference vegetation index”, “land use”). In the topic field, considering all years, we used 44 terms referring to EH and, using Boolean operators, we combined them with terms associated with diversity measures and experimental studies (Appendix A).

We focused our meta-analysis on experimental or “quasi-experimental” studies. We retained studies that (i) manipulated EH (field manipulation experiments; e.g., Nanjo et al. 2014) or that included lab experiments (e.g., Nakaoka et al. 2008) and we considered both these types as experiments. We also retained studies that (ii) sampled at random or (iii) sampled data with planned contrasts (e.g., sampled a pair of samples, one classified as heterogeneous and the other as a homogeneous control) as quasi-experiment studies. Examples of such studies include those taking measurements of EH and richness in randomly

distributed samples in a region (e.g., Torre et al. 2014) and studies that measured the richness of a taxonomic group in homogeneous and heterogeneous conditions (e.g., Ruiz-Delgado et al. 2015). We included only those studies in which EH levels could be determined.

Our search protocol identified 1,565 papers, with 1,469 retrieved from the Web of Science; the other 96 were included because they were used by four systematic reviews found in our Web of Science search (Fig. 1a). Eleven duplicated studies were excluded. We assessed the abstracts of the remaining 1,554 studies, and we excluded 1,038 because, among other reasons, they presented the results of purely observational sampling designs or because they were out of the scope of our review (Fig. 1b). We assessed the full text of 516 papers, and we excluded 373 that did not present sufficient information for inclusion in our meta-analysis, were observational or that did not address EH–S relationship (Fig. 1b). We also excluded studies that were based on diversity indexes or rarefied richness and which did not provide observed richness data. In short, 142 studies were used for the meta-analysis (Fig. 1).

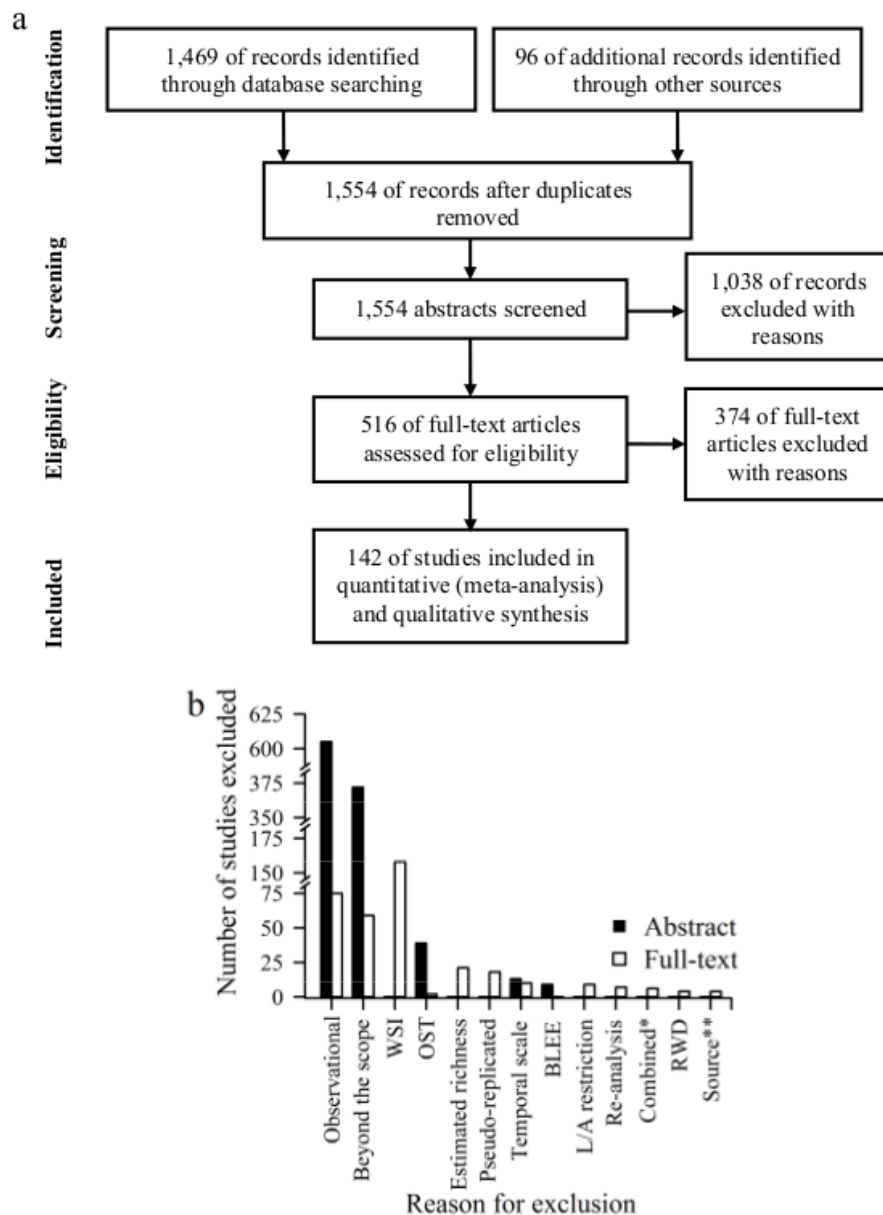


Fig. 1 Summary of the systematic review steps. (a) PRISMA flowchart (Moher et al. 2009) summarizing study inclusion and exclusion phases. (b) Study exclusion criteria for abstract and full-text screening. Note the breaks in the y axis in (b). WSI: Without sufficient information; OST: opinion, simulation or theoretical studies; BLEE: book, letter, editorial or errata; L/A: language/accessibility restriction; RWD: review without data. * Eleven studies were published separately, but samples were collected in the same sampling units. Therefore we considered them in the synthesis as five studies. ** We excluded these systematic reviews from the meta-analysis, but the 94 studies included in these reviews had their full text assessed for eligibility [i.e., they were included as papers resulting from other sources in (a)]

2.2.2 Data compilation

The studies retained for synthesis assessed the relationship between species richness and EH using means comparisons (control x treatment groups) or correlation analyses. We extracted the sample sizes, central tendencies and dispersion measures from the control and treatment groups of studies based on means comparisons (Rosenthal and DiMatteo 2001; Borenstein et al. 2009). We used the equations from Hozo et al. (2005) to estimate means and standard deviations from studies that provided median and amplitude values. We extracted the sample sizes and Pearson correlation coefficients from studies that performed correlation analyses. When such information was absent, we used other statistics (t or F values, degrees of freedom and sample size) to estimate effect sizes (Rosenthal and DiMatteo 2001; Lipsey and Wilson 2001).

We classified studies into the following groups in terms of realms: inland water, marine or terrestrial realm. Considering taxonomic groups, the following groups were recorded: microorganisms (amoebae, microcrustaceans and periphytic rotifers), plants (algae, aquatic macrophytes, terrestrial vascular plants), invertebrates, and vertebrates, as well as invertebrates/vertebrates and fauna/flora (in these two last cases, primary studies evaluated the EH–S relationships for different groups of organisms). Regarding the type of study, the following groups were considered: experimental or quasi-experimental (randomized or planned contrasts). We also considered the spatial grain (area of the sampling unit where heterogeneity was measured) and the spatial extent of each study (area encompassing all sampling units). We recorded data on grain and extent directly from the papers using maps, mean or maximum distances between sampling units or by contacting authors. Some studies did not present a measure of area but provided a distance between sampling units (such as the mean or maximum distance between sampling units), to solve this problem we squared this measure and assumed this to be the spatial extent. In some cases, even after contacting authors, it was not possible to estimate grain or extent. In these situations, we used the effect sizes derived from these studies to estimate the weighted mean effect size, but we omitted these values when estimating meta-regression parameters (see below).

We also classified studies based on the type of EH modified from Stein et al. (2014) framework: Biotic, Chemical, Physical or Mixed (Mixed EH included a combination of Biotic and Physical EH). The adaptations we made did not change Stein et al. (2014) framework substantially, but they allowed for the inclusion of studies that measured EH provided by organisms others than plants and that were conducted in aquatic environments or at smaller spatial scales. We grouped EH measures based on land cover, vegetation or provided by

animal species as Biotic EH. Animal species can increase EH at different spatial scales simply because of their presence (e.g., mussels; Burlakova et al. 2012) or because they actively transform their habitats. For instance, beavers build channels and transfer vegetation to wetlands, increasing EH at the landscape scale (Hood and Larson 2014). We classified studies as measuring Physical EH when they quantified changes in the type of substratum, topography or micro-topography. We classified studies as measuring Chemical EH when they measured differences in nutrient concentrations, type of nutrient distribution (uniform or homogeneous and heterogeneous distribution; e.g., Eilts et al. 2011) and pH. Because studies included in our meta-analysis had smaller spatial scales, we did not observe any Climatic EH (*sensu* Stein et al. 2014) study. Finally, we classified studies as measuring Mixed EH when they mixed two or more categories (e.g., indexes combining Physical and Biotic EH).

We also extracted information on the sampling designs and inferences of the studies. From each study, we recorded whether the authors controlled for factors that may have influenced EH–S relationships, such as area (area provided by EH levels for species colonization), individual abundances (manipulation of the number of individuals in each treatment, use of abundance as a covariate, rarefaction or accumulation curves), and the presence (or abundance/quantity) of predators or resources (food or nutrients). We also recorded the number of factors accounted for. Finally, we searched the discussion for how many and which mechanisms the authors invoked to explain their results regarding EH–S relationships. We descriptively explored information on numbers of factors accounted for in the experimental design and mechanisms invoked to explain study's results on EH–S relationship (a "qualitative" synthesis).

2.2.3 Data analysis

As the majority of the studies used differences between means (127 studies), we calculated Hedges' *g* as a measure of effect sizes, as well as its variance, using standard formulas (Borenstein et al. 2009; Appendix B). For 16 studies, *t* or *F* values and Pearson correlation coefficients were used to estimate Cohen's *d* [calculation details can be found in Appendix B and in Dunlap et al. (1996), Ray and Shadish (1996), Borenstein et al. (2009)]. Then, we converted *d* values to Hedges' *g* values (Borenstein et al. 2009). Positive *g* values indicate that there is an increase in species richness from homogeneous to heterogeneous conditions. We modeled the variation in effect sizes between studies using a random effects model, which assume that real effects are not the same among studies (Borenstein et al. 2009; Nakagawa and Santos 2012).

We detected different forms of statistical dependence among effect sizes in our dataset. This dependence occurred because, for instance, a single study computed different effect sizes for different taxonomic groups or measured more than one EH type using the same sampling units (Borenstein et al. 2009; Hedges et al. 2010; Tanner-Smith and Tipton 2014). Furthermore, dependence also occurred because we compared different EH treatment levels to a single experimental control. The direct use of these dependent effect sizes biases estimates of the weighted mean effect size and its variance (Hedges et al. 2010; Tanner-Smith and Tipton 2014). We used a robust variance estimate (RVE; Hedges et al. 2010) to incorporate all effect sizes without biasing the estimates of weighted mean effect size and heterogeneity between studies. This approach requires a correlation coefficient describing the covariation between within-study effect sizes (ρ) to estimate the T^2 (see details below). We used a ρ value of 0.8 and conducted a sensitivity analysis (varying ρ values from 0 to 1 by 0.2 units) to assess the impact of this choice on parameter estimates (Hedges et al. 2010). We weighted effects size by the inverse of their variance (Hedges et al. 2010):

$$w_{ij} = \frac{1}{k_j(\overline{v}_{\bullet j} + T^2)}$$

Where: w_{ij} is the weight of the i^{th} effect size of the j^{th} study; k_j is the number of effect sizes of the j^{th} study; $\overline{v}_{\bullet j}$ is the mean variance of the j^{th} study; T^2 is the between-study variance. We reported T^2 and I^2 statistics as measures of heterogeneity from the meta-regression model. I^2 represents the proportion of the variance that can potentially be explained by moderators (Borenstein et al. 2009).

We assessed relationships among moderators [spatial grain, spatial extent, realm, taxa, EH type and if the experiment controlled for other factors (a dummy variable)] and effect sizes using a meta-regression (Borenstein et al. 2009). We \log_{10} -transformed spatial grain and spatial extent values prior to analysis to stabilize variance and to improve the linear relation. We also report pseudo- R^2 values, representing the proportion of real variance explained by moderators (Borenstein et al. 2009).

Because some levels of moderators had small sample sizes (i.e., below 40 studies; Hedges et al. 2010) we used a small-sample correction on the degrees of freedom (Tipton 2015). We excluded studies that did not provide spatial grain and extent data or moderator levels with less than six studies from our meta-regression parameter estimates (but we did use all of these studies to compute the weighted mean effect size). We excluded these levels because, with degrees of freedom below this threshold, the probability of a type I error is substantially inflated (Tipton 2015). We also assessed correlations among moderator

variables, and we excluded those with correlations above $|0.5|$ (Appendix C; Table S1) because the inclusion of these moderators may affect meta-regression parameter estimates due to multicollinearity (Kostantopoulos and Hedges 2009).

We also performed a sub-group analysis (Borenstein et al. 2009) to assess how effect sizes varied among levels of each moderator variable. We corrected the significance level using the Bonferroni method to reduce the probability of making type I errors. We also used an RVE with a small-sample correction in the sub-group analyses to control for dependence among effect sizes. We removed the intercept of these RVE sub-group models; thus, model coefficients were estimates of mean effect sizes by each sub-group level (Stein et al. 2014).

We assessed publication bias by using the trim-and-fill method (Duval and Tweedie 2000) and the Orwin fail-safe number (OFSN henceforth; Orwin 1983). The trim-and-fill method is an iterative method where asymmetries in a funnel plot are identified (unequal distribution of effect sizes around the weighted mean effect size indicate a publication bias). In each iteration, studies with the highest effect and lowest precision (i.e., highest standard errors) in a funnel-plot are removed and, the weighted mean effect size is recomputed until the distribution of effect sizes is symmetric around the weighted mean effect size (Borenstein et al. 2009). The number of studies removed to achieve a symmetrical distribution in a funnel plot corresponds to the number of studies omitted due to potential publication bias. Then, to estimate the unbiased weighted mean effect size variance, the studies removed are reallocated along with their corresponding "mirror" effect sizes that supposedly were not published (Duval and Tweedie 2000; Borenstein et al. 2009). The OFSN estimates the number of studies required to decrease the observed mean effect size to a predetermined value (Orwin 1983). We used effect sizes equal to 0.01, 0.22 and 0.44 for computing OFSNs. These values correspond, respectively, to effect sizes close to zero and to $1/4$ and $1/2$ of the cumulative effect that we estimated (see results). We applied the trim-and-fill and OFSN methods following two approaches to control for the lack of independence between effect sizes. First, we calculated a mean effect size and variance by study, and we computed the trim-and-fill and OFSN values. Second, we randomly resampled one effect size and its variance for each study, and we then computed the trim-and-fill and OFSN values. We used 999 resamples for the latter approach.

We also conducted a cumulative meta-analysis to detect temporal trends in effect sizes (Leimu and Koricheva 2004; Borenstein et al. 2009). In a cumulative meta-analysis, the weighted mean effect size estimate is consecutively made following a predetermined order (Leimu and Koricheva 2004). We ordered studies according to the year of publication; thus, the first estimate was made only using data from the oldest study, the second with the two

oldest, etc., until the last estimate, which included all 142 studies. We also used an RVE in the cumulative meta-analysis to control for dependence among effect sizes.

We performed all analyses in the R environment (R Core Team 2015). We used the 'robumeta' package (Fisher and Tipton 2015) for the RVE and sensitivity analyses and the 'metafor' package (Viechtbauer 2010) for the publication bias analyses.

2.3 RESULTS

We recorded 1,070 effect sizes in 142 studies. Each study reported from 1 to 76 effect sizes, and effect sizes varied from -8.48 to 14.79. Among the 1,070 effect sizes, 377 were positive, and 77 showed negative effects of EH on richness, whereas the 95% confidence interval (CI₉₅) of the remaining effect sizes included zero. We estimated a positive and highly significant weighted mean effect size based on a RVE (Hedges' $g \pm CI_{95} = 0.89 \pm 0.18$; $t_{136} = 10.00$, $P < 0.01$; Fig. 2). Our estimate of weighted mean effect size was lower than that of Stein et al. (2014) [Hedges' $g \pm CI_{95} = 1.30 \pm 0.16$, after converting the Fisher's Z obtained by Stein et al. (2014) into Hedges' g ; Fig. 3].

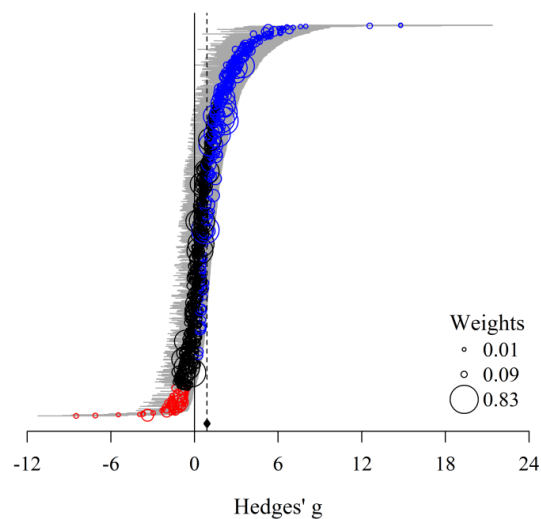


Fig. 2 Forest-plot of all effect sizes (Hedges' g) and 95% confidence interval (CI₉₅; horizontal lines). The closed diamond indicates the weighted mean effect size (dashed line) and its CI₉₅ estimated based on a robust variance estimate. The continuous vertical line indicates an effect equal to zero. Effect sizes with their upper CI₉₅ limits less than zero are in red. Effect sizes with their lower CI₉₅ limits greater than zero are in blue, and those with a CI₉₅ that includes an effect equal to zero are in black. The size of each circle indicates the weight of each effect size in the cumulative effect estimate

We estimated a high heterogeneity among effect sizes ($T^2 = 1.14$; $I^2 = 83.99$). However, the general meta-regression model, including all moderator variables, did not explain the heterogeneity among effect sizes (pseudo- $R^2 = 0$; Table 1). The greatest effect we detected indicates that studies that controlled for at least one factor tended to have higher mean effect sizes than those that did not control for other factors but these differences were not statistically significant ($t = 1.71$, $df = 42.56$, $P = 0.09$). Weighted mean effect sizes and meta-regression parameter estimates were robust to the choice of correlation values used to estimate weights when considering between-effect-size dependence.

Table 1. Meta-regression model parameter estimates based on a robust variance estimate. The response variable was Hedges' g . df_S = Satterthwaite's degrees of freedom; SE = standard-error; CI₉₅ low and up = lower and upper 95% confidence interval limits, respectively. Estimates for categorical variables are differences from a reference level of each categorical variable. Reference levels: Realm = inland water; Taxa = invertebrates; EH type = biotic; Control of factors = No.

Variable	Estimate	df_S	SE	CI ₉₅ low	CI ₉₅ up	t	p
Intercept	0.70	23.24	0.30	0.07	1.32	2.30	0.03
Log10 (Area)	-0.03	45.89	0.05	-0.12	0.06	-0.66	0.51
Realm (Marine)	0.34	33.88	0.35	-0.37	1.05	0.97	0.34
Realm (Terrestrial)	0.03	30.27	0.29	-0.57	0.62	0.09	0.93
Taxa (Invertebrates/Vertebrates)	0.59	7.24	0.63	-0.89	2.08	0.94	0.38
Taxa (Plants)	-0.27	19.10	0.31	-0.93	0.39	-0.86	0.40
Taxa (Vertebrates)	0.20	20.02	0.33	-0.48	0.88	0.60	0.55
EH type (Chemical)	-0.30	9.89	0.31	-1.00	0.40	-0.96	0.36
EH type (Mixed)	-0.25	11.80	0.33	-0.97	0.47	-0.77	0.46
EH type (Physical)	0.02	22.65	0.27	-0.54	0.59	0.09	0.93
Control of factors (Yes)	0.45	42.56	0.27	-0.08	0.99	1.71	0.09

The mean effect sizes across the different levels of the groups analyzed (e.g., taxa and realms) varied from 0.31 to 1.69 (mean \pm standard deviation = 0.93 ± 0.35). The mean effect sizes for studies conducted on invertebrates, vertebrates or plants were significantly greater than zero (Fig. 3a). Studies conducted on mixed fauna (richness for invertebrates and vertebrates) had variable effect sizes, and mean effect size did not differ from zero for this subgroup (after Bonferroni correction). The mean effect sizes for the different levels of the

moderators realms (Fig. 3a) and “factors control” (Fig. 3b) were significantly higher than zero.

Studies that assessed biotic or physical EH showed mean effect sizes that were consistently positive. Studies that assessed EH using chemical or mixed variables showed mean effect sizes that did not differ significantly from zero (after Bonferroni correction; Fig. 3b). Only mean effect sizes for studies that assessed chemical EH (Hedges' $g \pm CI_{95} = 0.31 \pm 0.30$) were lower than the weighted mean effect size we computed for all studies (0.89 ± 0.18 ; Fig. 3b).

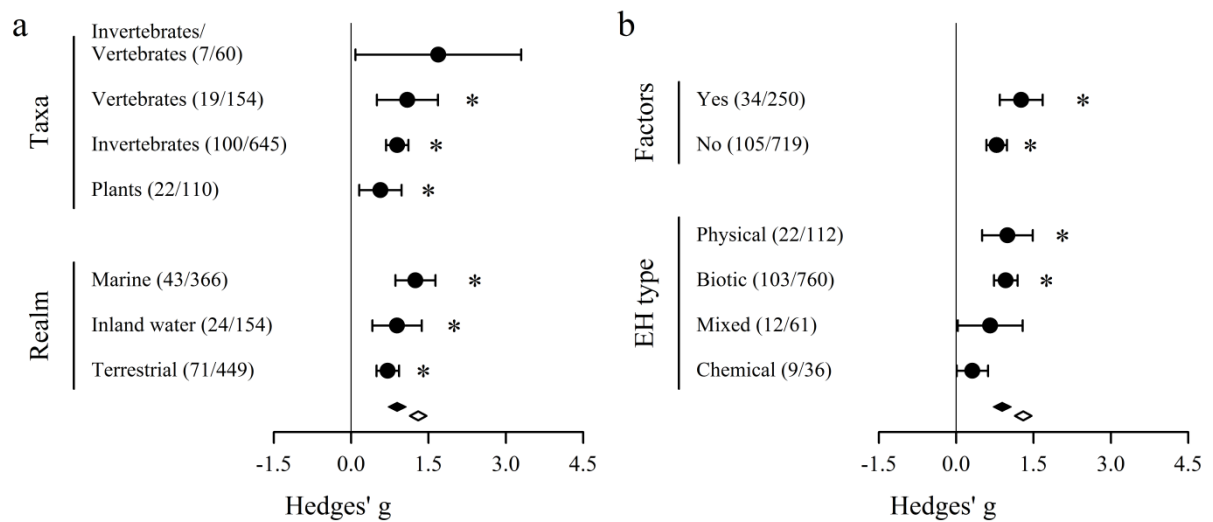


Fig. 3 Weighted mean effect size (closed circles; Hedges' g) and 95% confidence interval (CI_{95} ; horizontal lines) estimated based on a robust variance estimate (RVE) for each subgroup level. Mean effect sizes considering (a) different taxa or realm, (b) studies that did or did not control for other factors that may affect species richness and type of environmental heterogeneity (EH) assessed. The closed diamond indicates the weighted mean effect size and its CI_{95} estimated for all studies by RVE. The open diamond indicates the weighted mean effect size and its CI_{95} estimated by RVE by Stein et al. (2014) transformed to Hedges' g . The continuous vertical line indicates an effect equal to zero. We omitted the sub-group levels microorganisms and fauna/flora because they presented less than six studies. The number of studies/number of dependent effect sizes are in parentheses. Asterisks indicate mean effect sizes significantly greater than zero (after Bonferroni correction: $p < 0.01$)

Both approaches we used to assess publication bias suggest that our results are robust to the number of studies potentially omitted and the number of studies needed to invalidate our inferences (Fig. 4; Table 2). The results of the trim-and-fill method performed with either

study-level mean effects or by resampling one effect size per study to control for dependence indicate that we potentially omitted approximately 2 studies. The impact of the missing studies on the weighted mean effect size was low (i.e., their confidence intervals overlap with those we observed, and both weighted mean effect sizes remain positive even when incorporating the publication bias; Table 2). Based on the OFSN analysis, it would be necessary to include approximately 200, 540 and more than 14,000 studies with an average effect size of zero to reduce our observed effect size to 1/2 or 1/4 of its value or to a near zero effect, respectively.

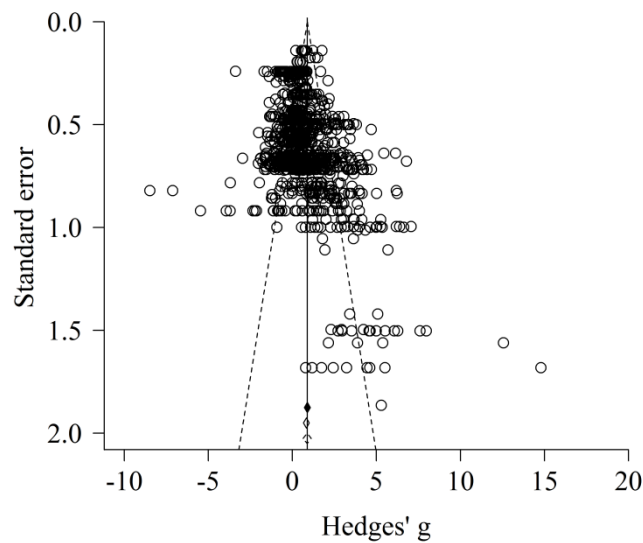


Fig. 4 Funnel plot of each dependent effect size and its standard error. The continuous line indicates the weighted mean effect size estimated by robust variance estimate (RVE; closed diamond). The dashed line indicates the 95% pseudo-confidence interval. The open diamonds indicate the weighted mean effect sizes estimated by RVE in the trim-and-fill analysis after computing a mean effect size by study (diamond with continuous line) or by resampling (diamond with dashed line)

Table 2. Publication bias analyses. In "Mean" parameters were estimated after computing a study-level mean effect size. In "Resampling" parameters were estimated after resampling one effect size per study. OFSN: Orwin fail-safe number. The reference effect sizes for the OFSN computation were 0.01 (OFSN₀), 0.22 (OFSN_{1/4}) and 0.44 (OFSN_{1/2}).

Approach	Parameter	Estimate	SE	CI ₉₅ low	CI ₉₅ up
Observed	Weighted mean effect size	0.89	0.09	0.71	1.07
Mean	Weighted mean effect size	0.83	0.09	0.66	1.00
	Missing studies	2.00	7.10		
	OFSN ₀	14,914.00			
	OFSN _{1/4}	543.00			
	OFSN _{1/2}	201.00			
Resampling	Weighted mean effect size	0.88	0.12	0.64	1.12
	Missing studies	2.35	6.83		
	OFSN ₀	14,884.46			
	OFSN _{1/4}	541.51			
	OFSN _{1/2}	200.00			

The cumulative meta-analysis indicated that the results of studies published up to 1998 had already noted a positive and significant weighted mean effect size (Fig. 5). Furthermore, a weighted mean effect size and confidence interval similar to that estimated from all studies would have already been observed when considering studies published up to 2008.

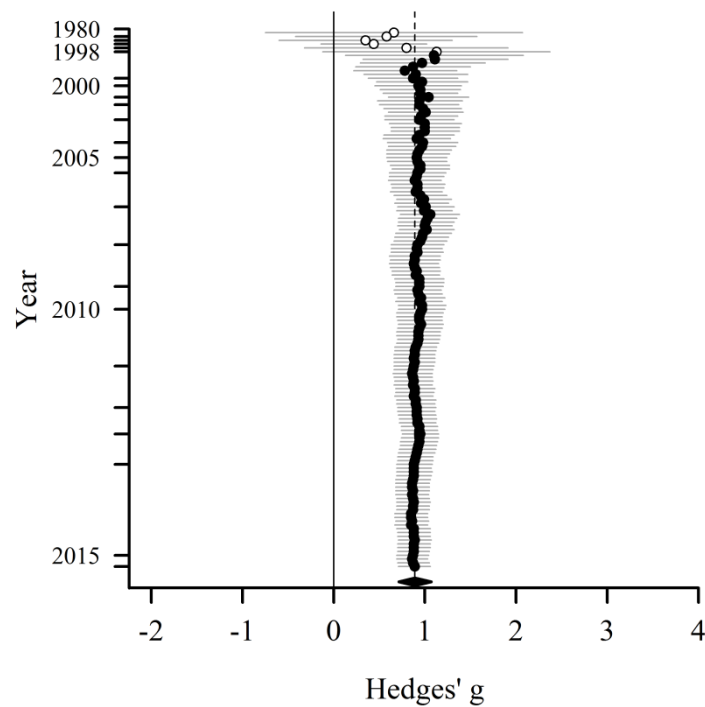


Fig. 5 Cumulative meta-analysis. Open circles indicate weighted mean effect sizes that did not differ from zero; Closed circles indicate weighted mean effect sizes that were greater than zero. Horizontal lines indicate the 95% confidence intervals (CI_{95}). The continuous line indicates an effect size of zero. The vertical dashed line and the closed diamond indicates the weighted mean effect size and its CI_{95} estimated from all studies based on a robust variance estimate. Note that the y-axis scale it is not uniform, it represents the amount of studies by year included following our inclusion criteria (greatest distances between tick marks indicates a greater number of studies by year)

In our dataset, there was a predominance of studies that manipulated or only measured EH but that did not control for other factors that could affect the EH–S relationship (Fig. 6a). The control of organisms abundance (“sampling effects”) was the most frequent category, followed by experimental control of area available for colonization, resources (food or nutrients) and predation. Although studies that controlled for potential factors that could change EH–S relationships invoked a few and similar number of mechanisms to explain their results (from 1 to 3 mechanisms), those studies that did not control for any additional mechanism invoked up to 11 different mechanisms to explain their results (Fig. 6b).

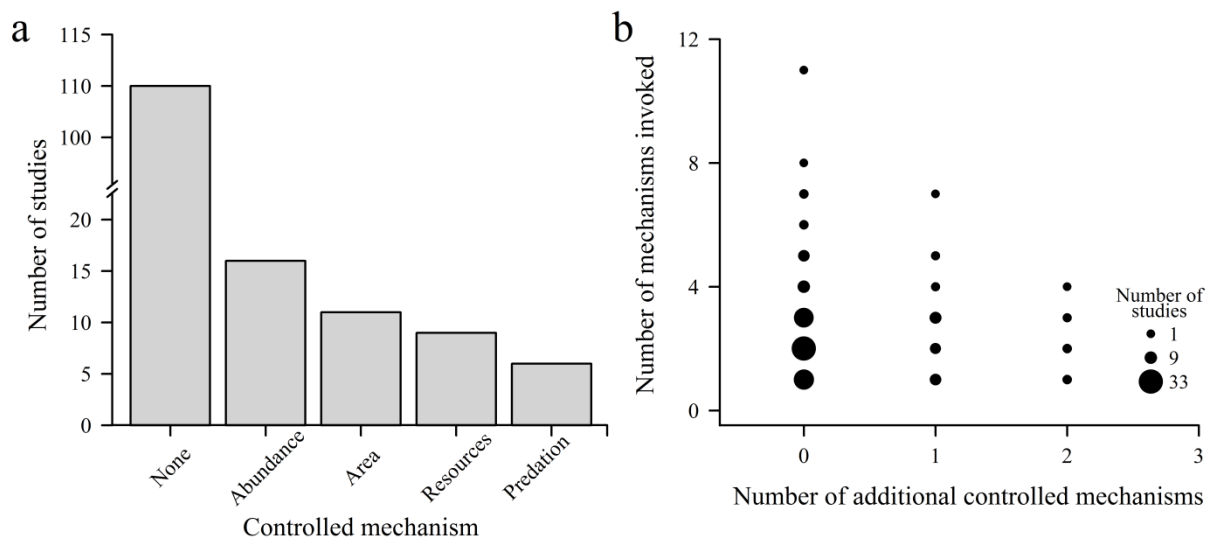


Fig. 6 Number of studies by categories of factors controlled for in analyzing environmental heterogeneity-species richness relationships (a) and the number of mechanisms invoked to explain the results (extracted from the "Discussion" section of each primary study) in relation to the number of controlled factors in the experiment (b). Note the break in y-axis in "a". None: did not control for any factors that may influence environmental heterogeneity-species richness relationships; Abundance: control of abundance effects as a covariate or via rarefaction; Area: control of area available for colonization; Resources: manipulation of resource (food or nutrients) quantity, diversity or predictability; Predation: manipulation of predator presence or abundance

2.4 DISCUSSION

Our results show that species richness is positively correlated with EH. More importantly, this pattern does not depend on taxonomic groups, realms, EH type or experimental design. It is also noteworthy that the cumulative meta-analysis highlights that a positive correlation between EH and species richness has been evident for nearly two decades.

We found that the results obtained by Stein et al. (2014), who analyzed only observational studies in the terrestrial realm, also apply to experimental studies conducted at smaller spatial scales in both terrestrial and aquatic realms. The consistency of results obtained via observational and experimental approaches deserves attention because, in general, we expect that ecological patterns depend on different factors, including methodological choices (e.g., Moreno-Opo et al. 2012) and ecologically relevant factors, such as, scale (Levin 1992), taxonomic groups (Crouzeilles et al. 2016) and ecosystem types (Hillebrand 2004; Shurin et al. 2006). We also found that studies using factorial experiments

or those that controlled for factors effects tended to have higher effect sizes (i.e., stronger EH–S relationships) than studies using single, quasi-experimental designs or those that did not control for area and abundance effects. However, this difference was not statistically significant. Thus, our results, along with those from Stein et al. (2014), suggest a considerable generality of the EH–S relationship. This consistence in our results indicate that the EH–S relationship can be confidently regarded as an ecological "rule", with a similar level of empirical support observed for other rules, such as the species-area (Drakare et al. 2006; Sóllymos and Lele 2012) and latitudinal diversity gradient (Hillebrand 2004) "rules". This rationale implies that EH is a key variable that must be present in models aiming to predict diversity variation over spatial and temporal scales.

An important practical implication of our results (along with other meta-analyses; references above) is that habitat homogenization (Hewitt et al. 2010 and references therein) is a key driver of the loss of biodiversity. Habitat homogenization consists in reduction of EH (Hewitt et al. 2010) and is caused by different anthropogenic activities in different spatial scales (Poff et al. 2007; Hewitt et al. 2010), such as urbanization (McKinney 2006), pollution (Hewitt et al. 2010) and damming (Poff et al. 2007). As we detected greater species richness in heterogeneous compared to homogenous sites, the reverse reasoning is straightforward: in a scenario of habitat homogenization we can expect a decrease in species richness.

The categories we used to classify EH types were different from the ones used by Stein et al. (2014). In our analysis, for instance, we grouped land cover and vegetation EH measures (*sensu* Stein et al. 2014) as biotic EH, whereas Stein et al. (2014) modeled them separately. Despite these differences in categorization of EH types, our results are similar to those found by Stein et al., which gives even more robust support to the patterns identified. Furthermore, we observed a greater proportion of negative effect sizes than in the meta-analysis carried out by Stein et al. (2014). This greater number of negative effect sizes likely resulted from the smaller spatial grain used in experimental studies (Tamme et al. 2010; Stein et al. 2014). Smaller spatial grains can lead to negative EH–S relationships due to a microfragmentation process analogous to landscape fragmentation (Tews et al. 2004; Tamme et al. 2010), which decreases species richness by reducing areas and increasing isolation between patches (Haddad et al. 2015). This process reduces dispersion among local populations, which in turn may decrease recolonization rates after local extinctions (Haddad et al. 2015). Although greater isolation in association with higher levels of EH can be an experimental artifact (e.g., the establishment of heterogeneous structures that are not common in nature), the perception of EH at smaller grains can vary among different taxonomic groups

(Tews et al. 2004) and organisms with different body sizes (Hutchinson 1959; Hutchings et al. 2003; McAbendroth et al. 2005). Both of these hypotheses (experimental artifact or EH perception varying among biological groups) can explain our greater proportion of negative effect sizes.

Taxonomic groups, realms or EH types did not relate to variation in effect sizes. For mixed fauna (i.e., richness of both vertebrate and invertebrate taxa), mixed EH and chemical EH, effect sizes did not differ from zero. The low number of studies for these subgroups can account for the lack of statistical significance. However, we cannot discard that measuring EH effects on the species richness of different taxonomic groups can mask EH–S relationships. For example, there is evidence that EH effects on species richness varies as a function of body size (Hutchinson 1959; McAbendroth et al. 2005). Thus, a possible positive effect of EH on smaller organisms can be nullified if these organisms are included in an analysis together with larger organisms, for which the effect of EH can theoretically be null or even negative.

The studies we included in our review indicated that spatial extent and grain of the studies did not explain variations in effect sizes. This finding differs from findings from observational (Tamme et al. 2010; Stein et al. 2014) and experimental studies on terrestrial plants (Lundholm 2009; Tamme et al. 2010). This contrast is likely explained by differences in estimation methods [e.g., Tamme et al. (2010) did not control for dependence among effect sizes]. Indeed, we reanalyzed Tamme et al.'s (2010) experimental dataset, after controlling for the dependence among effect sizes (RVE; Hedges et al. 2010) and, by doing so, the relationship between effect size and grain was not detected. Also, the difference can be attributed to the smaller spatial scales of the studies included in our meta-analysis than of those in the analysis by Stein et al. (2014). In our study extent ranged from 4 m² to 83,500 km² (mean \pm standard deviation: 1,379.85 \pm 8,027.13 km²), whereas in that of Stein et al. (2014), extent ranged from 10 km² to over 1,000,000 km².

Our cumulative meta-analysis indicated that the effect sizes became consistently positive after 1998. This finding indicates that experiments conducted after that year only added data to a conclusion that was already robust for nearly two decades. Furthermore, based on studies conducted up to 2008 it would be possible to obtain a weighted mean effect size similar to the one estimated using all studies. It is worth highlighting that although the positive EH–S relationship has long been recognized, it seems that the underlying mechanisms that explain this pattern have been mostly ignored. Indeed, most of the studies included in our meta-analysis did not test for mechanisms that could explain the EH–S relationship. These studies invoked up to eleven different mechanisms to explain their results,

indicating that most studies interpreted their results using inferences based on the work of others. The small number of studies that designed experiments aiming to assess the underlying mechanisms is an important gap because it suggests that the understanding of which mechanisms play a role and how they operate in EH–S relationships is still speculative, despite the indication that the EH effect on species richness has been known since the late 1990s. Although speculation may lead to new hypotheses about this relationship [e.g., size-dependent (Hutchings et al. 2003) or trophic-dependent responses (Haddad et al. 2009)], the strength of evidence for each mechanism is low. For example, a positive effect of EH on species richness can be attributed to different mechanisms (e.g., larger area, greater abundance, higher resource levels or lower predation pressure) acting individually or together. Whether these mechanisms act together or not, the extents to which each mechanism and their interactions explain differences in species richness among different EH levels are still questions to be explored.

Although it is possible to find unimodal relationships between EH and species richness, we observed few studies reporting non-linear relationships (e.g., Stewart et al. 2003). This suggests that this form of response is rare in experimental as well as it is in observational studies (Stein et al. 2014). However, it is possible that the exclusion criteria we adopted, particularly the focus on experimental studies (studies that may have not considered extreme levels in the EH gradient) may have excluded studies that observed nonlinear relationships between EH and species richness.

Considering that many patterns in ecology are scale-dependent or are biased toward certain biological groups and ecosystem types, the reproducibility of published results is particularly important in ecology (Nakagawa and Parker 2015). As with any systematic review, our inferences are restricted to the universe of studies selected according to the exclusion criteria we adopted (Borenstein et al. 2009; Lortie et al. 2013; Koricheva and Gurevich 2014). A possible shortcoming of our review was the exclusion of studies that only showed rarefied richness (Gotelli and Colwell 2011). The inclusion of this information could help elucidate effects of EH independent of the effects of possible artifacts associated with individuals' abundance (i.e., passive sampling; e.g., Grenouillet et al. 2002). However, we computed a summary effect with only ten studies that used rarefied richness, and it overlaps with our estimate (Hedges' $g \pm CI_{95} = 1.04 \pm 0.81$), indicating that our estimate is robust to at least this potential gap.

In conclusion, our data, along with those obtained by Stein et al. (2014), indicate that the positive EH–S relationship can be considered a "universal rule" in ecology. This

conclusion is reached because this relationship applies to different realm and groups of organisms and is found in both observational (Stein et al. 2014) and experimental (our results) studies. This positive relationship has been shown for at least two decades. However, the mechanisms underlying this relationship are still a matter that should be better elucidated.

An ideal experiment that would fill the gap in understanding the underlying mechanisms of EH–S relationship must (i) manipulate EH levels; (ii) control for confounding variables to EH–S relationship (both area and individual abundance effects); and (iii) manipulate resource availability and predation pressure. There are good examples of experiments manipulating some of these factors in isolation or with two factors (see Fig. 6b). For instance, Loke and Todd (2016) manipulated Physical EH keeping the area provided by EH levels constant and these authors found that species richness increased from homogeneous to more heterogeneous levels. Vieira et al. (2008) added a difference in area provided by crevices in heterogeneous samples to homogeneous samples (they correct area while manipulating EH levels), and controlled abundance effects with rarefaction. These authors also found a positive EH–S relationship and discussed that refuge from predation could be responsible for this pattern. A potential improvement in these designs could be the use of cage enclosures to manipulate presence of predators and addition of nutrients (a proxy to food availability). Adaption for experiments conducted in terrestrial ecosystems or with resources type others than food can be designed. Crossing predator presence and food availability, and controlling for confounding variables (area and abundance) would provide the strongest evidence of causal relationships underlying EH effects on species richness. We acknowledge that the low number of such studies with more complex designs be due to difficulties to manipulate organisms or logistics. However, it is time to move forward and pass from just manipulating EH levels in an attempt to detect a pattern to assess multiple hypotheses of causal relationships [crucial experiments *sensu* Platt (1964)].

REFERENCES

- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) Introduction to meta-analysis, 1st ed. Wiley, Chichester.
- Burlakova LE, Karatayev AY, Karatayev VA (2012) Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia* 685:121-134.
- Crouzeilles R, Curran M, Ferreira MS, Lindenmayer DB, Grelle CEV, Benayas JMR (2016) A global meta-analysis on the ecological drivers of forest restoration success. *Nat Commun* 7:11666.

- Dibble ED, Killgore KJ, Harrel SL (1996) Assessment of fish-plant interactions. *Am Fish Soc Symp* 16:357-372.
- Drakare S, Lennon JJ, Hillebrand H (2006) The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecol Lett* 9:215-227.
- Drake JM, Kramer AM (2012) Mechanistic analogy: how microcosms explain nature. *Theor Ecol* 5: 433-444.
- Dunlap WP, Cortina JM, Vaslow JB, Burke MJ (1996) Meta-analysis of experiments with matched groups or repeated measures designs. *Psychol Methods* 1:170-177.
- Duval S, Tweedie R (2000) Trim and fill: A simple funnel-plot-based method of testing and adjusting for publication bias in meta-analysis. *Biometrics* 56:455-463.
- Eilts JA, Mittelbach GG, Reynolds HL, Gross KL (2011) Resource heterogeneity, soil fertility, and species diversity: Effects of clonal species on plant communities. *Am Nat* 177:574-588.
- Fisher Z, Tipton E (2015) robumeta: An R-package for robust variance estimation in meta-analysis. *J Stat Softw* arXiv:1503.02220[stat.ME].
- Flecker AS, Taylor BW (2004) Tropical fishes as biological bulldozers: Density effects on resource heterogeneity and species diversity. *Ecology* 85:2267-2278.
- Gibb H, Parr CL (2013) Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. *PLoS One* 8:e64005.
- Gotelli NJ, Colwell RK (2011) Estimating species richness. In: Magurran AE, McGill BJ (eds) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, pp 39-54.
- Grenouillet G, Pont D, Seip KL (2002) Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25:641-650.
- Gundale MJ, Fajardo A, Lucas RW, Nilsson M-C, Wardle DA (2011) Resource heterogeneity does not explain the diversity-productivity relationship across a boreal island fertility gradient. *Ecography* 34:887-896.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King AJ, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls AO, Orrock JL, Song D-X, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci Adv* 1:e1500052.
- Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JMH, Tilman D (2009) Plant

- species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol Lett* 12:1029-1039.
- Hedges LV, Tipton E, Johnson MC (2010) Robust variance estimation in meta-regression with dependent effect size estimates. *Res Synth Methods* 1:39-65.
- Hewitt J, Thrush S, Lohrer A, Townsend M (2010) A latent threat to biodiversity: consequences of small-scale heterogeneity loss. *Biodivers Conserv* 19:1315-1323.
- Hillebrand H (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am Nat* 163:192-211.
- Hood GA, Larson DG (2014) Beaver-created habitat heterogeneity influences aquatic invertebrate assemblages in boreal Canada. *Wetlands* 34:19-29.
- Hozo SP, Djubelgovic B, Hozo I (2005) Estimating the mean and variance from the median, range, and the size of a sample. *BMC Med Res Methodol* 5:13.
- Hutchings MJ, John EA, Wijesinghe DK (2003) Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology* 84:2322-2334.
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why there are some many kinds of animals? *Am Nat* 93:145-159.
- Koricheva J, Gurevitch J (2014) Uses and misuses of meta-analysis in plant ecology. *J Ecol* 102:828-844.
- Kostantopoulos S, Hedges LV (2009) Analyzing effect sizes: fixed-effects models. In: Cooper H, Hedges LV, Valentine JC (eds) *The handbook of research synthesis and meta-analysis*. Russell Sage Foundation, New York, pp 279-294.
- Leimu R, Koricheva J (2004) Cumulative meta-analysis: a new tool for detection of temporal trends and publication bias in ecology. *Proc R Soc Biol Sci* 271:1961-6.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Lipsey MW, Wilson DB (2001) *Practical meta-analysis*. Thousand Oaks, CA: Sage publications.
- Loke LH, Todd PA (2016) Structural complexity and component type increase intertidal biodiversity independently of area. *Ecology* 97:383-393.
- Lortie CJ, Stewart G, Rothstein H, Lau J (2013) How to critically read ecological meta-analyses. *Res Synth Methods* 6:124-133.
- Lundholm JT (2009) Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scales and competing hypothesis. *J Veg Sci* 20:377-391.
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacKenzie RA, Cormier N (2012) Stand structure influences nekton community composition

- and provides protection from natural disturbance in Micronesian mangroves. *Hydrobiologia* 685:155-171.
- Matias MG, Underwood AJ, Hochuli DF, Coleman RA (2010) Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. *Ecology* 91:1908-1915.
- McAbendroth L, Ramsay PM, Foggo A, Rundle SD, Bilton DT (2005) Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos* 111:279-290.
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 127:247-260.
- Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG, PRISMA Group (2009) Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *PLoS Med* 6:e1000097.
- Morel-Journel T, Fauvergue X, Lombaert E, Mailleret L, Malausa T, Ris N, Vercken E (2015) De l'utilisation de microcosmes pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion. *Rev d'Ecol* 70: 16-27.
- Moreno-Opo R, Fernández-Olalla M, Margalida A, Arredondo Á, Guil F (2012) Effect of methodological and ecological approaches on heterogeneity of nest-site selection of a long-lived vulture. *PLoS One* 7:e33469.
- Nakagawa S, Parker TH (2015) Replicating research in ecology and evolution: feasibility, incentives, and the cost-benefit conundrum. *BMC Biol* 13:88.
- Nakagawa S, Santos ESA (2012) Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evol Ecol* 26:1253-1274.
- Nakaoka M, Matsumasa M, Toyohara T, Williams SL (2008) Animals on marine flowers: does the presence of flowering shoots affect mobile epifaunal assemblage in an eelgrass meadow? *Mar Biol* 153:589-598.
- Nanjo K, Kohno H, Nakamura Y, Horinouchi M, Sano M (2014) Effects of mangrove structure on fish distribution patterns and predation risks. *J Exp Mar Biol Ecol* 461:216-225.
- Orwin RG (1983) A fail-safe N for effect size in meta-analysis. *J Educ Stat* 8:157-159.
- Platt JR (1964) Strong inference. *Science* 16:347-353.
- Poff NL, Olden JD, Merritt DM, Pepin DM (2007) Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:5732-5737.

- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.r-project.org/>>
- Ray JW, Shadish WR (1996) How interchangeable are different estimators of effect size? *J Consult Clin Psychol* 64:1316-1325.
- Rensburg BJ, Chown SL, Gaston KL (2002) Species richness, environmental correlates, and spatial scale: A test using South African birds. *Am Nat* 159:566-577.
- Reynolds HL, Mittelbach GG, Darcy-Hall DL, Houseman GR, Gross KL (2007) No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *J Ecol* 95:723-733.
- Rip JMK, McCann KS (2011) Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux. *Ecol Lett* 14:733-740.
- Rosenthal R, DiMatteo MR (2001) Meta-analysis: recent developments in quantitative methods for literature reviews. *Annu Rev Psychol* 52:59-82.
- Rubach A, Hillebrand H, Eriksson BK (2011) Understorey benthic microalgae and their consumers depend on habitat complexity and light in a microtidal coastal ecosystem. *Aquat Bot* 95:200-206.
- Ruiz-Delgado MC, Reyes-Martínez MJ, Sánchez-Moyano JE, López-Pérez J, García-García FJ (2015) Distribution patterns of supralittoral arthropods: wrack deposits as a source of food and refuge on exposed sandy beaches (SW Spain). *Hydrobiologia* 742:205-219.
- Shurin JB, Gruner DS, Hillebrand H (2006) All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc R Soc B* 273:1-9.
- Sólymos P, Lele SR (2012) Global pattern and local variation in species-area relationships. *Glob Ecol Biogeogr* 21:109-120.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett* 17:866-880.
- Stein A, Kreft H (2015) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biol Rev* 90:815-836.
- Stewart TW, Shumaker TL, Radzio TA (2003) Linear and nonlinear effects of habitat structure on composition and abundance in the macroinvertebrate community of a large river. *Am Midl Nat* 194:293-305.
- Tamme R, Hiiesalu I, Laanisto L, Szava-Kovats R, Pärteel M (2010) Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *J Veg Sci* 21:796-801.
- Tanigushi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity

- and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshw Biol* 48:718-728.
- Taniguchi H, Tokeshi M (2004) Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshw Biol* 49:1164-1178.
- Tanner-Smith EE, Tipton E (2014) Robust variance estimation with dependent effect sizes: practical considerations including a software tutorial in Stata and SPSS. *Res Synth Methods* 5:13-30.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31:79-92.
- Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC, Silveira MJ, Rejmánek M, Aslan CE, Chow E (2012) Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology. *Freshw Biol* 57: 2401-2410.
- Tipton E (2015) Small sample adjustments for robust variance estimation with meta-regression. *Psychol Methods* 20:375-393.
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27-47.
- Torre I, Bros V, Santos X (2014) Assessing the impact of reforestation on the diversity of Mediterranean terrestrial Gastropoda. *Biodivers Conserv* 23:2579-2589.
- Viechtbauer W (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *J Stat Softw* 36:1-48.
- Vieira LCG, Bini LM, Velho LFM, Mazão GR (2007) Influence of spatial complexity on the density and diversity of periphytic rotifers, microcrustaceans and testate amoebae. *Fundam Appl Limnol* 170:77-85.
- Vivian-Smith G (1997) Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *J Ecol* 85:71-82.
- Warfe DM, Barmuta LA (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150:141-154.

APPENDIX A - Search protocol with the terms and combinations used.

We conducted a systematic search at the Web of Science database in 03-Jul-2015 using the following terms and Boolean operators: ("habitat* heterogen*" OR "habitat* diversity" OR "habitat* complexity" OR "habitat* number*" OR "biotop* heterogen*" OR "biotop* diversity" OR "biotop* complexity" OR "biotop* number*" OR "ecotop* heterogen*" OR "ecotop* diversity" OR "ecotop* complexity" OR "ecotop* number*" OR "biom* heterogen*" OR "biom* diversity" OR "biom* complexity" OR "biom* number*" OR "structural heterogen*" OR "structural diversity" OR "structural complexity" OR "spatial heterogen*" OR "spatial complexity" OR "architectur* heterogen*" OR "architectur* diversity" OR "architectur* complexity" OR "enviroment* heterogen*" OR "environment* diversity" OR "environment* complexity" OR "climat* heterogen*" OR "climat* diversity" OR "climat* complexity" OR "foliage heterogen*" OR "foliage diversity" OR "foliage complexity" OR "foliage height heterogen*" OR "foliage height diversity" OR "foliage height complexity" OR "vegetation* heterogen*" OR "vegetation* diversity" OR "vegetation* complexity" OR "geoheterogen*" OR "geodiversity" OR "geocomplexity" OR "geograph* heterogen*" OR "geograph* diversity" OR "geograph* complexity" OR "landscape heterogen*" OR "landscape diversity" OR "landscape complexity") AND ("species diversity" OR "species richness" OR "species number*" OR "species density") AND ("experiment*" OR "manipulation*" OR "mesocosm*" OR "microcosm*").

We applied these terms and operators in the "Topic" field and we considered all years. We refined the results by research area: “Environmental Sciences Ecology”, “Biodiversity Conservation”, “Marine Freshwater Biology”, “Agriculture”, “Forestry”, “Oceanography”, “Behavioral Sciences”, “Plant Sciences”, “Entomology”, “Evolutionary Biology”, “Zoology”, “Parasitology”, “Fisheries”, “Mycology” e “Microbiology”. Finally, we excluded the “Meeting” document type.

APPENDIX B - Effect-size computation and conversion formulas

We calculated Hedges' g as effect size measure (Borenstein et al. 2009):

$$g = J \times d \quad (\text{Eq. 1})$$

$$J = 1 - \frac{3}{4df - 1}$$

$$d = \frac{\bar{x}_T - \bar{x}_C}{\sqrt{\frac{(n_T)s_T^2 + (n_C)s_C^2}{df}}}$$

where J is the small sample correction factor; d is Cohen's d ; df are degrees of freedom [$n_T + n_C - 2$, where n_T and n_C are treatment and control sample size (or the reference condition; always the homogeneous level in our meta-analysis), respectively]; \bar{x}_T and \bar{x}_C are treatment and control mean species richness, respectively; s_T^2 and s_C^2 are treatment and control species richness variance, respectively. We estimate the variance of g by (Borenstein et al. 2009):

$$V_g = J^2 \times V_d \quad (\text{Eq. 2})$$

$$V_d = \frac{n_T + n_C}{n_T \times n_C} + \frac{d^2}{2(n_T + n_C)}$$

Conversion of different effect sizes to g .

We converted Pearson correlations (r) to d by (Borenstein et al. 2009):

$$d = \frac{2r}{\sqrt{1 - r^2}}$$

with variance:

$$V_d = \frac{4 \left(\frac{1 - r^2}{n - 1} \right)^2}{(1 - r^2)^3}$$

where n is the sample size.

Four studies reported only t or F values in balanced or unbalanced experimental designs or paired t -tests. We converted t values by the equation (Ray and Shadish 1996):

$$d = t \sqrt{\frac{1}{n_T} + \frac{1}{n_C}}$$

Since $F \approx t^2$, we converted F values (only for one-way experimental designs with two levels) to d by the equation (Ray and Shadish 1996):

$$d = \sqrt{F \left(\frac{1}{n_T} + \frac{1}{n_C} \right)}$$

We converted t values from paired designs to d by (Dunlap et al. 1996):

$$d = t \sqrt{\frac{2}{n}}$$

After converting r , t and F to Cohen's d , we computed Hedges' g and its variance by Eq. 1 and 2.

One study provided median and amplitude as central tendency and dispersion measures. We used equations from Hozo et al. (2005) to estimate the mean and variance:

$$\bar{x} \approx \frac{\min + (2 \times \text{med}) + \max}{4} + \frac{\min - (2 \times \text{med}) + \max}{4n}$$

$$s^2 \approx \frac{1}{n-1} \left(\min^2 + \text{med}^2 + \max^2 + \left(\frac{n-3}{2} \right) \times \frac{(\min + \text{med})^2 + \max + \text{med}^2}{4} - n(\bar{x})^2 \right)$$

where \bar{x} is the approximate mean richness; \min is the minimum; med is the median; \max is the maximum observed richness by group (treatment or control); n is the sample size; and s^2 is the approximate variance. Then we estimate Hedges' g and its variance by Eq. 1 and 2.

REFERENCES

- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) Introduction to meta-analysis, 1st ed. Wiley, Chichester.
- Dunlap WP, Cortina JM, Vaslow JB, Burke MJ (1996) Meta-analysis of experiments with matched groups or repeated measures designs. *Psychol Methods* 1:170-177.
- Hozo SP, Djubelgovic B, Hozo I (2005) Estimating the mean and variance from the median, range, and the size of a sample. *BMC Med Res Methodol* 5:13.
- Ray JW, Shadish WR (1996) How interchangeable are different estimators of effect size? *J Consult Clin Psychol* 64:1316-1325.

APPENDIX C - Correlations among moderators

We assessed correlations among moderator variables to avoid potential collinearity bias in the meta-regression model (Kostantopoulos and Hedges 2009). We assessed correlations between two continuous variables by Pearson correlation, between a continuous and a categorical variable by poliserial correlation and between two categorical variables by polychoric correlation (Drasgow 1988). We estimate correlations between moderator variables with the 'polycor' package (Fox 2010).

Experiment type and grain presented high correlation (higher than |0.5|) with other moderators (Table S1). Other moderator variables present little or moderate correlation among themselves. Thus, we omitted experiment type and grain in our final meta-regression model.

Table S1. Correlation between moderator variables. Correlations higher than |0.5| are in bold. ET: experiment type. EH type: environmental heterogeneity type.

	Log ₁₀ (grain)	Log ₁₀ (Area)	ET	Realm	Taxa	EH type
Log ₁₀ (Area)	0.58					
ET	0.20	0.16				
Realm	0.12	0.15	0.17			
Taxa	-0.08	0.07	-0.51	-0.29		
EH type	-0.07	-0.02	0.15	0.14	0.13	
Control of process	-0.08	-0.07	-0.99	-0.23	0.37	-0.13

REFERENCES

- Drasgow F (1988) Polychoric and polyserial correlations. Wiley, Chichester.
- Fox J (2010) polycor: Polychoric and polyserial correlations. R package version 0.7-8. Available at: <<http://CRAN.R-project.org/package=polycor>>.
- Kostantopoulos S, Hedges LV (2009) Analyzing effect sizes: fixed-effects models. In: Cooper H, Hedges LV, Valentine JC (eds) The handbook of research synthesis and meta-analysis. Russell Sage Foundation, New York, pp 279-294.

APPENDIX D - R script used for analyses

```

install.packages(robumeta) #Install R package 'robumeta'
library(robumeta) #Import 'robumeta' to R environment

eh_jo <- read.table("ES_EH4.txt", sep = "\t", h = T)#'eh_jo' is a data-frame with data we used
#for analyses. It contains the following data:
#Study: a code for each Study;
#Year: publication year for each study;
#Exp_type: type of experimental design (Experimental, Quasi-experimental_aleatorization,
#Quasi-experimental_planned contrasts);
#Spa_grain: spatial grain in km2;
#Spa_extent: spatial extent in km2;
#Realm: broad type of ecosystem (Terrestrial, Aquatic);
#Taxa_broad: broad taxonomic unit (Plants, Vertebrates, Invertebrates, Microorganisms,
#Mixed_Fauna and Mixed_Fauna-Flora);
#EH_area: type of environmental heterogeneity measured (Biotic, Physical, Chemical and
#Mixed);
#Mec_control: a dummy variable coding wheter the experiment manipulated additional
#mechanisms;
#g: Hedges' g;
#Var_g: Hedges' g variance.

meta.eh <- robu(formula = g ~ 1, data = eh_jo, studynum = as.factor(Study),
               var.eff.size = Var_g, modelweights = "CORR", rho = 0.8,
               small = TRUE)
meta.eh #Overall weighted mean effect size.

#We removed Microorganisms and Mixed_Fauna-Flora levels from 'Taxa_broad'
#because they present low sample size (less than six studies).
eh_jo <- eh_jo[eh_jo$Taxa_broad != "Microorganisms", ]
eh_jo <- eh_jo[eh_jo$Taxa_broad != "Mix_FaFlo", ]
meta.eh1 <- robu(formula = g ~log10(Spa_extention) + Realm + Taxa_broad +
                EH_area + Mec_control, studynum = as.factor(Study),
                var.eff.size = Var_g, modelweights = "CORR", rho = 0.8,

```

```

    small = TRUE, data = eh_jo)
meta.eh1 #Meta-regression results
#We removed Exp_type and Grain from the meta-regression model because they
#presented correlations greater than 0.5 with other moderators (see below)

#####
#####Meta-regression diagnosis#####
#####and assumptions check#####
#####
#Correlation among moderators:
install.packages(polycor)
require(polycor)

cor(log10(eh_jo$Spa_grain), log10(eh_jo$Spa_extention), use = "complete.obs")

polyserial(eh_jo$Spa_grain, eh_jo$Exp_type)
polyserial(eh_jo$Spa_grain, eh_jo$Realm)
polyserial(eh_jo$Spa_grain, eh_jo$Taxa_broad)
polyserial(eh_jo$Spa_grain, eh_jo$EH_area)
polyserial(eh_jo$Spa_grain, eh_jo$Mec_control)

polyserial(eh_jo$Spa_extention, eh_jo$Exp_type)
polyserial(eh_jo$Spa_extention, eh_jo$Realm)
polyserial(eh_jo$Spa_extention, eh_jo$Taxa_broad)
polyserial(eh_jo$Spa_extention, eh_jo$EH_area)
polyserial(eh_jo$Spa_extention, eh_jo$Mec_control)

polychor(eh_jo$Exp_type, eh_jo$Realm)
polychor(eh_jo$Exp_type, eh_jo$Taxa_broad)
polychor(eh_jo$Exp_type, eh_jo$EH_area)
polychor(eh_jo$Exp_type, eh_jo$Mec_control)

polychor(eh_jo$Realm, eh_jo$Taxa_broad)
polychor(eh_jo$Realm, eh_jo$EH_area)

```



```
polychor(eh_jo$Realm, eh_jo$Mec_control)
```

```
polychor(eh_jo$Taxa_broad, eh_jo$EH_area)
```

```
polychor(eh_jo$Taxa_broad, eh_jo$Mec_control)
```

```
polychor(eh_jo$EH_area, eh_jo$Mec_control)
```

```
#Sensitivity analyses:
```

```
sensitivity(meta.eh)
```

```
sensitivity(meta.eh1)
```

```
#####
```

```
##Sub-group analyses##
```

```
#####
```

```
#We removed the intercept from these models
```

```
#Realm:
```

```
eh.realm <- robu(formula = g ~ Realm - 1, data = eh_jo, studynum = as.factor(Study),
  var.eff.size = Var_g, modelweights = "CORR", rho = 0.8,
  small = TRUE)
```

```
eh.realm
```

```
#Taxa_broad:
```

```
eh.taxa <- robu(formula = g ~ Taxa_broad - 1, data = eh_jo, studynum = as.factor(Study),
  var.eff.size = Var_g, modelweights = "CORR", rho = 0.8, small = TRUE)
```

```
eh.taxa
```

```
#EH area:
```

```
eh.area <- robu(formula = g ~ EH_area - 1, data = eh_jo, studynum = as.factor(Study),
  var.eff.size = Var_g, modelweights = "CORR", rho = 0.8, small = TRUE)
```

```
eh.area
```

```
#Por controle de mecanismo:
```

```
eh.mcon <- robu(formula = g ~ Mec_control - 1, data = eh_jo, studynum = as.factor(Study),
  var.eff.size = Var_g, modelweights = "CORR", rho = 0.8, small = TRUE)
```

```
eh.mcon
```

```
#####
```

```
#####Publication bias#####
```

```
#####
```

```
install.packages(metafor)
```

```
require(metafor)
```

```
pub.bias <- data.frame(meta.eh$data.full$study, meta.eh$data.full$effect.size,
```

```
                  meta.eh$data.full$avg.var.eff.size)
```

```
colnames(pub.bias) <- c("Study", "g", "avg_var")
```

```
#Publication bias assessment based in a mean effect-size by each study:
```

```
g.med <- by(pub.bias$g, list(pub.bias$Study), mean)
```

```
g.med <- as.numeric(g.med)
```

```
var.med <- by(pub.bias$avg_var, list(pub.bias$Study), mean)
```

```
var.med <- as.numeric(var.med)
```

```
stu <- unique(pub.bias$Study)
```

```
pub.bias.med <- data.frame(stu, g.med, var.med)
```

```
colnames(pub.bias.med) <- c("Study", "g", "avg_var")
```

```
meta.eh_metafor <- rma.uni(yi = pub.bias.med$g, vi = pub.bias.med$avg_var)
```

```
tf.meta.med <- trimfill(meta.eh_metafor)
```

```
tf.meta.med #Trim-and-fill analysis with mean effect-size by study
```

```
plot(tf.meta.med)
```

```
fsn.meta.med1 <- fsn(yi = pub.bias.med$g, vi = pub.bias.med$avg_var, type = "Orwin",  
target = 0.01)
```

```
fsn.meta.med2 <- fsn(yi = pub.bias.med$g, vi = pub.bias.med$avg_var, type = "Orwin",  
target = 0.22)
```

```
fsn.meta.med3 <- fsn(yi = pub.bias.med$g, vi = pub.bias.med$avg_var, type = "Orwin",  
target = 0.44)
```

```
fsn.meta.med1#Orwin fail-safe number (OFSN) with a target effect-size close to zero
```

```
fsn.meta.med2#OFSN with a target effect-size equals to a fourth of the observed effect-size
```

fsn.meta.med3#OFSN with a target effect-size equals to half of the observed effect-size

#Publication bias assessment based in resampling one effect-size by each study:

```
pbias <- function(data, study, yi, vi, nsim = 999){
  tam <- length(unique(study))
  est.par <- matrix(ncol = 7, nrow = nsim)#Save the estimate ("b"), "se" and "fsnum" objects
  posi <- matrix(NA, nrow = nsim)
  m.sim1 <- matrix(nrow = tam, ncol = 3)
  resu <- numeric(7)

  posi.seq <- seq(from = 1, to = nrow(data))

  n_kstu <- as.numeric(table(study))
  posi.seq1 <- unlist(sapply(n_kstu, seq_len))

  data.x <- data.frame(posi.seq, posi.seq1, data)

  for(i in 1:nsim){
    for(j in 1:max(unique(study))){
      subdata <- subset(data.x, data.x$Study == j)
      ord <- sample(subdata$posi.seq1, size = 1)
      m.sim1[j, ] <- as.numeric(subdata[ord, 3:5])
    }

    meta.sim <- rma.uni(yi = m.sim1[, 2], vi = m.sim1[, 3])
    tf.sim <- trimfill(meta.sim)
    fsn.sim1 <- fsn(yi = m.sim1[, 2], vi = m.sim1[, 3], type = "Orwin", target = 0.01)
    fsn.sim2 <- fsn(yi = m.sim1[, 2], vi = m.sim1[, 3], type = "Orwin", target = 0.22)
    fsn.sim3 <- fsn(yi = m.sim1[, 2], vi = m.sim1[, 3], type = "Orwin", target = 0.44)
    resu[1:4] <- c(tf.sim$b, tf.sim$se, tf.sim$k0, tf.sim$se.k0)
    resu[5:7] <- c(fsn.sim1$fsnum, fsn.sim2$fsnum, fsn.sim3$fsnum)
    est.par[i, ] <- resu
    print(i)
  }
}
```

```
colnames(est.par) <- c("Estimate", "SE", "Missing studies", "SE Mis_stu", "OFSN_1",
"OFSN_2", "OFSN_3")
```

```
resu.fin <- list()
resu.fin[[1]] <- est.par
names(resu.fin) <- "Independent ES"
return(resu.fin)
}
```

```
bias.ream <- pbias(data = pub.bias, study = pub.bias$Study, yi = pub.bias$g, vi =
pub.bias$avg_var, nsim = 999)
bias.ream #Publication bias by resampling results
```

```
#####
```

```
##Cumulative meta-analysis##
```

```
#####
```

```
eh_cum <- eh_jo[, c(1:2, 13:14)] #We extracted the columns "Study", "Year",
#"g" and "Var_g" from the object 'eh_jo'.
```

```
eh_cum <- eh_cum[order(eh_cum$Year, decreasing = FALSE), ] #We ordered studies
#by ascending order of publication year
```

```
cum.robust <- function(ES, STU, VES, DATA){
```

```
  tam <- nrow(data)
```

```
  nstu <- length(unique(STU))
```

```
  resu <- matrix(0, nrow = nstu, ncol = 7)
```

```
  k <- numeric(nstu)
```

```
  cont <- 0
```

```
  ini <- 1
```

```
  vet.un <- unique(STU)
```

```
  for(j in 1:nstu){
```

```
    for(l in ini:nrow(DATA)){
```

```
      if(STU[l] == vet.un[j]){
```

```

    cont <- cont + 1
  }
  if(STU[1] != vet.un[j]){
    k[j] <- cont
    ini <- ini + cont
    break
  }
}
if(j < nstu){
  cont <- 0
}
if(j == nstu){
  cont <- 8
  k[j] <- cont
}
}

k.cum <- cumsum(k)

for(i in 1:nstu){
  c.robust <- robust(formula = ES ~ 1, data = DATA[1:k.cum[i], ], studynum = as.factor(STU),
    var.eff.size = VES, modelweights = "CORR", rho = .8, small = TRUE)
  resu[i, ] <- as.numeric(c.robust$reg_table[2:8])
}
colnames(resu) <- c("Estimate", "SE", "t", "dfS", "p", "IC_low", "IC_upp")
return(resu)
}
cum.meta <- cum.robust(ES = eh_cum$g, VES = eh_cum$Var_g, DATA = eh_cum, STU =
eh_cum$Study)
cum.meta #Cumulative meta-analysis results

```

3 INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL, ISOLAMENTO E ESCALA ESPACIAL NA VARIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE PEIXES

RESUMO

Processos neutros, de nicho e dispersão influenciam a variação espacial da diversidade beta. Isolamento e heterogeneidade ambiental são variáveis substitutas de alguns desses processos. Além disso, os efeitos desses processos podem variar em função da escala espacial considerada. Avaliamos o efeito da densidade de *Eichhornia crassipes* (variável substituta de HA) na singularidade da composição específica de peixes em bancos de macrófitas (menor escala espacial) em lagoas da planície de inundação do rio Cuiabá. Também avaliamos o efeito da HA e distância da lagoa ao rio (variável substituta ao isolamento) na diversidade beta de peixes em escala de lagoa (maior escala espacial). Utilizamos a riqueza de espécies como covariável nos modelos em ambas as escalas espaciais. Comparamos os resultados observados com aqueles esperados por modelos nulos para avaliar a predominância de processos de nicho e neutros. Uma maior proporção das diversidades beta do que das singularidades observadas diferiram das esperadas segundo o modelo nulo. Em escala de banco, encontramos uma relação quadrática entre singularidade e riqueza. Em escala de lagoa, a diversidade beta foi negativamente correlacionada com a HA. A relação entre o isolamento e diversidade beta não foi significativa. Os resultados obtidos indicam que processos relacionados à diversidade beta mudam segundo a escala espacial considerada.

Palavras-chave: Metacomunidades, Modelos nulos, Planície de inundação, Peixes associados à macrófitas, Diversidade beta, Singularidade.

Influence of environmental heterogeneity, isolation and spatial scale on community composition variation

Abstract

Neutral, niche and dispersion processes influence spatial variation in species composition or beta diversity. Environmental heterogeneity (EH) and isolation are proxies for some of these processes. Also, the relative importance of these processes may be scale-dependent. We evaluated the relationship between fish species composition uniqueness in *Eichhornia crassipes* stands (smaller spatial scale) and macrophyte biomass (a proxy for EH) in lakes of the Cuiabá River floodplain. We also tested for correlates of beta diversity, for the different lakes (larger spatial scale), considering EH and the distance from the river (a proxy for isolation) as explanatory variables. We included species richness as a covariate for models in both spatial scales. We compared both observed uniqueness and beta diversity to values expected under null models to evaluate the predominance of niche or neutral processes. A higher proportion of observed beta diversity than uniqueness values differed from those expected under the null models. At the scale of stands, we found a quadratic relationship between composition uniqueness and species richness. At lakes scale, we found a negative relationship between fish beta diversity and EH. The relationship between isolation level and beta diversity was not significant. Our results suggest that the processes related to variation in composition change according to the spatial scale considered. While neutral processes operate on a small scale, niche and dispersion processes operate at larger spatial scales.

Keywords: Metacommunity, Null models, Floodplain, Fish associated to macrophytes, Beta diversity, Uniqueness.

3.1 INTRODUÇÃO

A variação espacial e temporal da composição de comunidades biológicas (diversidade beta; Legendre & De Cáceres 2013) é um importante aspecto da estrutura de comunidades biológicas tanto em termos teóricos (Anderson et al. 2011) quanto aplicados (Socolar et al. 2016). A avaliação de fatores que influenciam a variação da diversidade beta indica como diferentes processos estruturam as metacomunidades (Kraft et al. 2011; e.g., Myers et al. 2015) ou como impactos antrópicos afetam a diversidade, homogeneizando ou diferenciando as comunidades locais (Socolar et al. 2016).

Fatores que influenciam a variação na diversidade beta podem ser relacionados, de modo geral, à processos neutros (e.g., equivalência ecológica entre espécies e estocasticidade demográfica), de nicho (e.g., variação na qualidade de manchas de *habitat*, requerimentos em recursos e condições específicas das espécies) e de dispersão (Hubbell 2001; Chase & Leibold 2003; Logue et al. 2011). Uma ferramenta importante para a distinção do efeito de processos de nicho e neutros é o uso de modelos nulos (Chase et al. 2011; Kraft et al. 2011; Myers et al. 2015, Socolar et al. 2016). Modelos nulos simulam comunidades a partir de dados observados seguindo processos neutros de amostragem, como diferenças em riquezas locais ou nas distribuições das abundâncias das espécies (Chase et al. 2011; Kraft et al. 2011; Myers et al. 2015). Tais comunidades simuladas constituem referência para uma comparação quantitativa do efeito de processos neutros aos de nicho em comunidades locais (Socolar et al. 2016; Tucker et al. 2016). Valores de diversidade beta observados similares aos valores do modelo nulo são indícios que efeitos neutros influenciam as comunidades, enquanto que valores diferentes daqueles do modelo nulo (tanto aqueles menores quanto os maiores) indicam que efeitos relacionados aos nichos das espécies predominam na comunidade (Tucker et al. 2016).

O isolamento geográfico (Nekola & White 1999; Carvalho & Cardoso 2014) e a heterogeneidade ambiental (Hendrickx et al. 2009; Astorga et al. 2014) são fatores relacionados à processos de dispersão e de nicho, respectivamente, que influenciam a diversidade beta. O isolamento pode reduzir a homogeneização das comunidades locais via dispersão, tornando-as mais dissimilares (Carrara et al. 2012; Carvalho & Cardoso 2014). A heterogeneidade ambiental (HA) pode aumentar a diversidade beta uma vez que, hipoteticamente, conjuntos de locais ambientalmente mais dissimilares favorecem a colonização de espécies com diferentes requerimentos ambientais (May & MacArthur 1972; Chase & Leibold 2003; Heino et al. 2015a; Zorzal-Almeida et al. 2017). Assim, esse resultado não dá suporte a hipótese de equivalência ecológica das espécies, tal como assumido pela teoria neutra (Hubbell 2001; Alonso et al. 2006).

A relação entre diversidade beta e variáveis explanatórias, como HA, também pode variar dependendo da escala espacial (Freestone & Inouye 2008; Robinson et al. 2011; Heino et al. 2015a). Em teoria, o efeito da HA sobre a diversidade beta pode ser mais evidente em escalas espaciais intermediárias (Heino et al. 2015a). Em menores escalas espaciais as taxas de dispersão podem ser muito elevadas (Heino et al. 2015a) ou as comunidades podem apresentar maior conectividade (Carrara et al. 2012) o que homogeneiza as composições das comunidades (Heino et al. 2015a). Em maior escala espacial, as comunidades podem apresentar maior diversidade beta porque as taxas de colonização podem ser menores pelo isolamento ou menor conectividade entre as comunidades (Carrara et al. 2012; Heino et al. 2015a). Tais processos podem, portanto, ocultar o efeito da HA sobre a diversidade beta (Heino et al. 2015a).

Peixes associados às macrófitas aquáticas em lagoas de planícies de inundação são modelos para avaliar o efeito do isolamento e da HA sobre a diversidade beta, porque a dispersão de peixes é restrita a existência de vias fluviais conectando *habitat* (Landeiro et al. 2011; Piana et al. 2014). Em planícies de inundação há lagoas com diferentes níveis de conexão aos rios principais (Penha et al. 2017). Lagoas permanentemente conectadas apresentam canais de ligação ao rio mesmo em períodos de seca pronunciada, enquanto que lagoas distantes da calha do rio, somente conectam-se aos rios em períodos de cheia. Assim, lagoas permanentemente conectadas podem ser consideradas menos isoladas do que lagoas distantes do rio (Albanese et al. 2004; Penha et al. 2017). Além disso, peixes habitam bancos de macrófitas devido à maior HA desses ambientes comparados às áreas abertas (Agostinho et al. 2007). Em geral, a HA está associada a maior disponibilidade de alimento (Casatti et al. 2003; Thomaz & Cunha 2010) e refúgios contra predação (Kovalenko et al. 2010; Thomaz & Cunha 2010).

Nesse estudo, exploramos se a diversidade beta de peixes associados à bancos de macrófitas é influenciada por processos de nicho ou neutros. Além disso, avaliamos como a diversidade beta varia em relação à HA (densidade de macrófitas) e isolamento (distância da lagoa em relação ao rio) em diferentes escalas espaciais (menor escala espacial: banco de macrófita amostrado; maior escala espacial: lagoa amostrada). Testamos a predição que a HA influencia positivamente a diversidade beta de peixes em bancos de macrófitas em duas escalas espaciais, sendo que o efeito da HA em menor escala espacial deveria ser menor que em maior escala espacial. Em menor escala espacial, utilizamos como medida de diversidade beta a singularidade, i.e., a contribuição local de cada unidade amostral para a diversidade

beta da comunidade (Legendre & De Cáceres 2013). Nós também avaliamos a predição que o isolamento das lagoas aumenta a diversidade beta de peixes em maior escala espacial.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

Realizamos esse estudo em 15 lagoas situadas na Reserva Particular do Patrimônio Natural- SESC Pantanal e entorno (16° 30' a 16° 44' S e 56° 20' a 56° 30' W; Fig. 1). O rio Cuiabá é um rio de meandros em cujas margens há lagoas formadas por depressões ou mudanças naturais do curso do rio (Baginski et al. 2007). O ciclo hidrológico do rio Cuiabá é sazonal com um período de águas altas de dezembro a maio e outro de águas baixas de junho a novembro (Fantin-Cruz et al. 2011).

As lagoas amostradas localizaram-se de zero (são conectadas ao rio Cuiabá mesmo no período de águas baixas) a 589 m (média \pm desvio-padrão = $135,99 \pm 196,64$ m) de distância do rio Cuiabá. A área das lagoas amostradas variaram de 0,14 ha a 34,62 ha ($10,25 \pm 9,19$ ha). As regiões litorâneas das lagoas do rio Cuiabá apresentam bancos de macrófitas mistos e monoespecíficos compostos por *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth, *E. crassipes* (Mart.) Solms. e *Salvinia* spp. (Baginski et al. 2007). A cobertura de macrófitas em cada lagoa, estimada visualmente, variou de aproximadamente 25% a 100% nas lagoas consideradas (Apêndice E, Tabela S1).

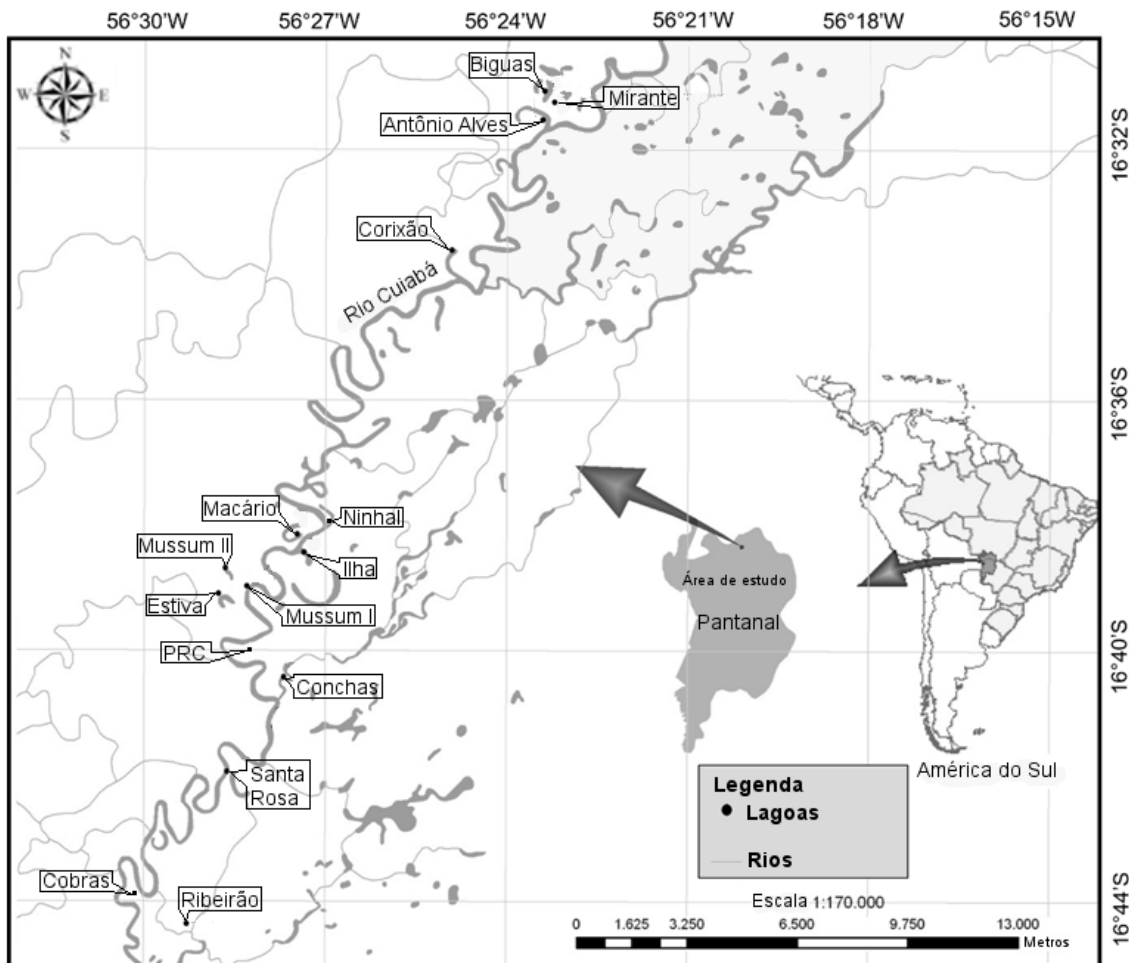


Figura 1. Mapa indicando as lagoas amostradas na Reserva Particular do Patrimônio Natural - SESC Pantanal e entorno.

3.2.2 Coleta de dados

Os peixes foram coletados com uma peneira de 1 m² em bancos monoespecíficos de *E. crassipes* em junho de 2005, início do período de águas baixas do rio Cuiabá (Penha et al. 2017). Em cada lagoa foram amostrados de quatro a nove bancos de *E. crassipes* (119 bancos no total). Em cada banco foi realizado um lance de peneira em direção da margem para o centro do banco, região onde concentra-se maior diversidade de peixes associados à macrófitas (Agostinho et al. 2007). Após cada lance da peneira, as macrófitas foram retiradas da peneira, reunidas em uma tela e pesadas (em g) com uma balança de mão (densidade; biomassa úmida do banco/m²). Os peixes coletados foram eutanasiados, fixados em solução de formaldeído 10% e conservados em etanol 70%. Exemplos testemunhos foram depositados na coleção de vertebrados da Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil.

Em laboratório os indivíduos coletados foram identificados segundo Britski *et al.* (2003). Estimamos a distância de cada lagoa para a calha principal do rio Cuiabá pela menor distância por curso de água (em metros) utilizando o Google Earth™.

3.2.3 Análise de dados

Realizamos as análises em duas escalas espaciais, na menor escala espacial (escala local) cada unidade amostral consistiu em um banco de *E. crassipes* amostrado ($n = 119$ bancos). Na maior escala espacial, cada lagoa foi considerada uma unidade amostral ($n = 15$ lagoas).

3.2.3.1 Escala local: escala de banco de macrófitas

Mensuramos a singularidade na composição de espécies de peixes em cada banco pela distância em relação ao centroide em um espaço multidimensional de composição de espécies considerando todos os bancos de *E. crassipes* de uma lagoa (Anderson *et al.* 2006).

Primeiramente, utilizamos uma matriz de presença/ausência (P/A) ou abundância de espécies de peixes por bancos de *E. crassipes* para calcular uma matriz de dissimilaridade (dissimilaridade de Sørensen para P/A ou Bray-Curtis para dados de abundância). Em seguida, ordenamos essa matriz por uma análise de coordenadas principais (PCoA) e calculamos os centroides das composições de espécies entre os bancos de *E. crassipes* de cada lagoa utilizando os escores da PCoA (Anderson *et al.* 2011). Calculamos a distância de cada banco de *E. crassipes* ao centroide da lagoa (Fig. 2). Maiores valores de distância ao centroide da lagoa representam maior singularidade na composição de espécies por banco.

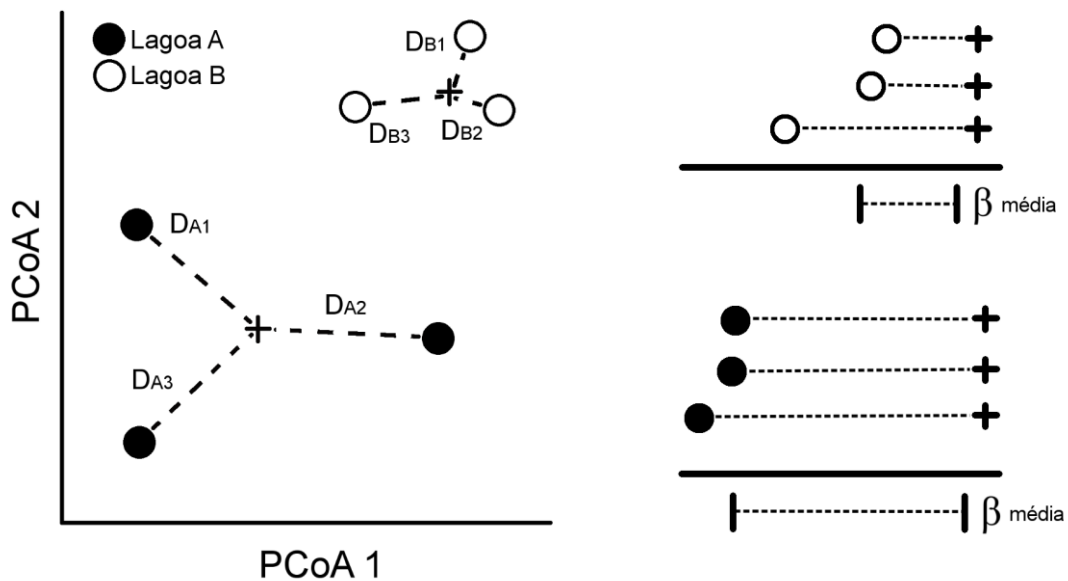


Figura 2. Esquema exemplificando como mensuramos a diversidade beta nas duas escalas espaciais. Cada círculo corresponde a um banco de *Eichhornia crassipes*. O sinal de adição indica o centróide da composição de espécies de peixes de uma lagoa. D_{Ai} e D_{Bi} correspondem as distâncias da composição de espécies de peixes do banco de *E. crassipes i* ao centróide da lagoa A e B (i.e. singularidade, nossa medida de diversidade beta na escala de banco), respectivamente. A diversidade beta em escala de lagoa consistiu na média das distâncias ao centróide de cada lagoa (β média). Neste exemplo, a singularidade é maior em D_{B3} do que em D_{B2} para a lagoa B (escala de banco) enquanto que a diversidade beta é maior na lagoa A do que na lagoa B (escala de lagoa). Por simplicidade apresentamos somente os dois primeiros eixos de uma análise de coordenadas principais (PCoA).

Comparamos as distâncias aos centróides ao esperado por modelos nulos para avaliar se processos de nicho ou neutros determinam a variação na composição nas comunidades locais. No modelo nulo para dados de P/A, construímos cada matriz simulada aleatorizando as ocorrências das espécies de peixes mantendo a riqueza local por banco e as ocorrências das espécies fixas (totais marginais fixos; Gotelli 2000; Azeria et al. 2011; Chase et al. 2011). No modelo nulo para dados de abundância, realizamos a aleatorização dos indivíduos de peixes entre os bancos mantendo as abundâncias totais por banco e por espécie fixas (totais marginais fixos; Kraft et al. 2011; Myers et al. 2015; Tucker et al. 2016). Construímos 9.999 matrizes simuladas em cada modelo nulo. Para cada matriz simulada calculamos a distância ao centróide utilizando a medida de dissimilaridade de Sørensen, para P/A, e de Bray-Curtis, para dados de abundância. As casualizações realizadas pelos modelos nulos geram valores de

singularidades esperadas segundo processos de montagem aleatórios que podem influenciar a diversidade local (Socolar et al. 2016). Desse modo, valores observados de distância que diferem em relação ao modelo nulo indicam que processos de nicho determinam as variações nas composições de espécies, enquanto que valores similares ao esperado pelo modelo nulo indicam que processos neutros de amostragem determinam a variação na composição nestas comunidades (Tucker et al. 2016). Consideramos distâncias ao centroide observadas fora do intervalo de confiança de 95% (IC₉₅) dos valores simulados como significativamente diferentes do esperado pelo modelo nulo. Valores observados maiores que IC₉₅ indicam que há maior singularidade em composição de espécies do que o esperado pelo modelo nulo.

Utilizamos regressões múltiplas para testar as relações entre singularidade (distâncias aos centroides; variável resposta) e as variáveis explanatórias densidade do banco (como variável substituta de HA) e riqueza local (por banco) de espécies de peixes. A densidade de bancos monoespecíficos de macrófitas pode ser interpretada como uma medida de HA (e.g., Pelicice et al. 2008) porque o aumento da densidade implica no incremento da quantidade de estruturas por unidade de volume, que resulta em maior HA biológica (*sensu* Stein & Kreft 2015). A riqueza de espécies foi adicionada no modelo como uma covariável porque essa variável pode influenciar a variação de medidas de singularidade (e.g., Legendre & De Cáceres 2013; Da Silva & Hernández 2014; Heino et al. 2017). Essas regressões múltiplas consistiram em modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) com uma distribuição Gaussiana e uma função de ligação de identidade (Bolker et al. 2009; Zuur et al. 2009). As variáveis densidade do banco de *E. crassipes* e a riqueza de espécies de peixes entraram nos modelos como efeitos fixos, enquanto o componente de efeito aleatório foi a lagoa em que os bancos foram amostrados. Após inspeção visual de gráficos de dispersão entre singularidade e riqueza de espécies de peixes, detectamos relações não-lineares. Desse modo, adicionamos um termo quadrático para o número de espécies de peixes em ambos os GLMM. Os parâmetros dos GLMM foram estimados por máxima-verossimilhança restrita (Bolker et al. 2009).

Avaliamos o pressuposto de independência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies pelo teste de Hoeffding (Hoeffding 1948). Avaliamos o pressuposto de distribuição normal dos resíduos dos modelos de regressão múltipla por gráficos de quantis (Quinn & Keough 2002; Zuur et al. 2010). Testamos o pressuposto de homogeneidade de variância dos resíduos dos modelos de regressão múltipla por gráfico de dispersão entre os valores ajustados e resíduos padronizados (Quinn & Keough 2002; Zuur et al. 2010). Avaliamos a multicolinearidade nas regressões múltiplas por correlações de Pearson entre as

variáveis explanatórias e pelo fator de inflação da variância (VIF; Fox & Monette 1992; Zuur et al. 2010). Consideramos um limiar de $VIF \geq 10$ como indicio de colinearidade forte (Hair Jr. et al. 1995). Estimamos o coeficiente de determinação marginais (R^2_m ; variância explicada por fatores fixos) para os GLMM segundo Nakagawa & Schielzeth (2013).

3.2.3.2 Escala de lagoa

Estimamos a diversidade beta na escala de lagoa (maior escala espacial) como a média das distâncias de cada banco ao centroide de composição de espécies de cada lagoa (Anderson et al. 2006; Figura 1). Comparamos as distâncias médias aos centroides ao esperado pelos mesmos modelos nulos utilizados em escala de banco para avaliar se processos de nicho ou neutros determinam a variação na composição entre as comunidades locais.

Utilizamos regressões múltiplas para testar as relações entre diversidade beta e as variáveis explanatórias densidade média dos bancos de cada lagoa (HA), distância da lagoa ao rio (transformada por $\log_{10}x+1$) e riqueza de espécies de peixes na lagoa. Não incluímos uma variável codificando se a lagoa era conectada ou não ao rio porque essa variável e a distância ao rio foram fortemente correlacionadas [correlação poliserial (Drasgow 1986): $\rho = 0.94$; $SE = 0.05$].

As regressões múltiplas consistiram em um modelo linear de quadrados mínimos generalizados (GLS; Dormann et al. 2007; Zuur et al. 2009). Utilizamos diferentes estruturas de correlação espacial (Gaussiana, Esférica, Linear, Exponencial, Racional Quadrática e um modelo sem nenhuma estrutura de correlação espacial) nos modelos GLS e avaliamos a melhor estrutura pelo critério de Akaike (Burnham & Anderson 2002; Zuur et al. 2009).

Avaliamos o pressuposto de independência estocástica entre a diversidade beta e a riqueza de espécies pelo teste de Hoeffding (Hoeffding 1948). Testamos o pressuposto de homogeneidade de variância dos resíduos dos modelos de regressão múltipla por gráfico de dispersão entre os valores ajustados e resíduos padronizados (Quinn & Keough 2002; Zuur et al. 2010). Avaliamos multicolinearidade nas regressões múltiplas por correlações de Pearson entre as variáveis explanatórias e pelo fator de inflação da variância (VIF; Fox & Monette 1992; Zuur et al. 2010). Consideramos um limiar de $VIF \geq 10$ como indicio de colinearidade forte (Hair Jr. et al. 1995). Testamos uma possível autocorrelação espacial nos resíduos do modelo linear pelo correlograma de Mantel (Legendre & Legendre 2012). As classes de distâncias no correlograma foram determinadas pelo método de Sturges (Legendre & Legendre 2012).

Realizamos as análises no software R (R Core Team 2015) utilizando os pacotes 'vegan' (Oksanen et al. 2015) para o cálculo dos modelos nulos e distância ao centroide, 'lme4' (Bates et al. 2015) e 'lmerTest' (Kuznetsova et al. 2016) para as estimativas dos parâmetros dos GLMM, 'nlme' (Pinheiro et al. 2015) para as estimativas dos parâmetros dos GLS e 'Hmisc' (Harrell Jr. 2015) para o teste de Hoeffding.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 *Escala local: escala de banco de macrófitas*

Os valores de singularidade calculados com a distância de Sørensen variaram entre 0,09 e 0,80 (média \pm desvio-padrão = $0,34 \pm 0,11$). Para 31 (26% dos bancos de macrófitas) e 2 bancos (2%) esses valores foram, respectivamente, menores e maiores que o esperado segundo o modelo nulo considerando os intervalos de confiança de 95% (Fig. 3a). Os valores de singularidade calculados com a distância de Bray-Curtis variaram entre 0,24 e 0,78 ($0,44 \pm 0,10$). Dois (2%) e 48 bancos (40%; Fig. 3b) foram menores e maiores que o esperado segundo o modelo nulo, respectivamente.

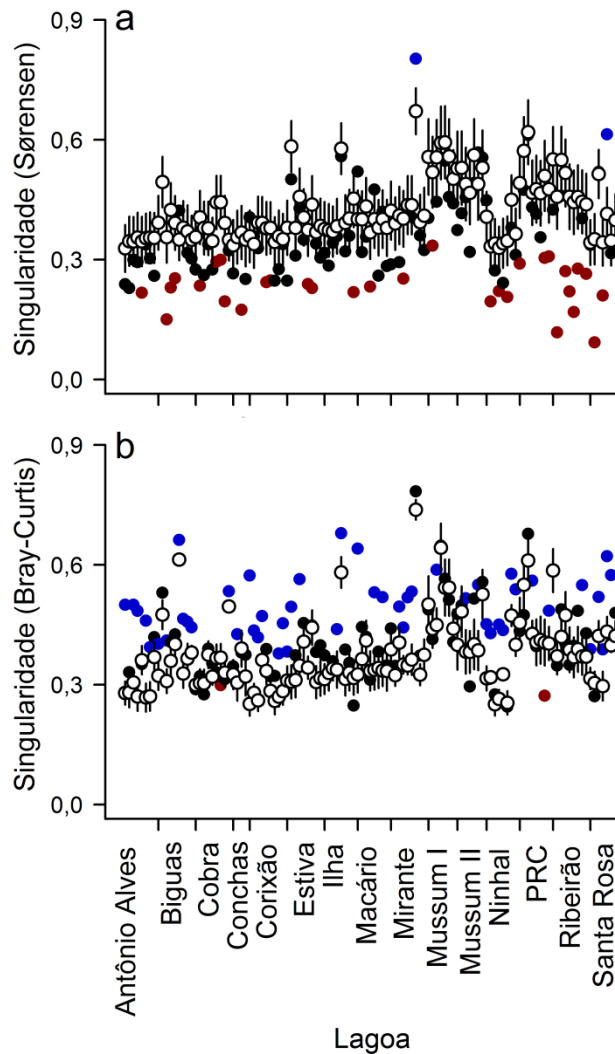


Figura 3. Variação da singularidade das composições de espécies de peixe em bancos de *Eichhornia crassipes* nas lagoas associadas ao rio Cuiabá. Círculos em vermelho, azul e preto indicam valores observados e os em branco indicam valores esperados segundo o modelo nulo. Círculos em vermelho e azul indicam valores de singularidade observados significativamente menores e maiores, respectivamente, que os esperados segundo modelo nulo; Círculos em preto indicam valores de singularidade observados similares ao esperado segundo o modelo nulo. Linhas verticais indicam o desvio-padrão dos valores esperados.

Os modelos com diferentes resoluções numéricas (P/A e abundância) apresentaram resultados similares em escala local. Os resultados foram similares quanto à direção e magnitude de efeito, bem como em termos de significância estatística de cada variável explanatória. Desse modo, apresentaremos somente os resultados para os modelos utilizando a distância de Bray-Curtis porque este modelo apresentou menor dependência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies de peixes (Sørensen: D de Hoeffding = 0,10, $p < 0,01$;

Bray-Curtis: D de Hoeffding = 0,06, $p < 0,01$; para maiores detalhes veja o Apêndice F). Para a escala de bancos, os resíduos do GLMM atenderam aos pressupostos de homogeneidade de variâncias e normalidade. As variáveis do modelo não apresentaram multicolinearidade e o modelo não apresentou observações com influência substancial sobre as estimativas dos parâmetros (Apêndice F).

A singularidade da composição nos bancos foi significativamente correlacionada com a riqueza local de espécies de peixes de acordo com uma relação quadrática ($R^2_m = 0,35$; Tabela 1; Fig. 4). A singularidade diminuiu com a riqueza de espécies até um limite de aproximadamente 15 espécies de peixes. Após esse limiar, a singularidade das composições em bancos de *E. crassipes* aumentou com a riqueza local de espécies de peixes.

Tabela 1. Estimativas dos parâmetros do modelo linear generalizado de efeitos mistos (GLMM) relacionando a singularidade (distância de Bray-Curtis) das composições de espécies à densidade do banco de *Eichhornia crassipes* e ao número de espécies de peixes (S). EP: erro-padrão. Graus de liberdade residuais (*gl*): $gl = 93$. Efeito aleatório (lagoa): $s = 0,02$.

Parâmetro	Estimativa	EP	<i>t</i>	<i>p</i>
Intercepto	0,69	0,04	18,94	< 0,01
Densidade	$-2,5 \times 10^{-6}$	$2,5 \times 10^{-4}$	-1,02	0,31
S	-0,04	0,01	-6,18	< 0,01
S²	$1,4 \times 10^{-3}$	$2,7 \times 10^{-4}$	5,33	< 0,01

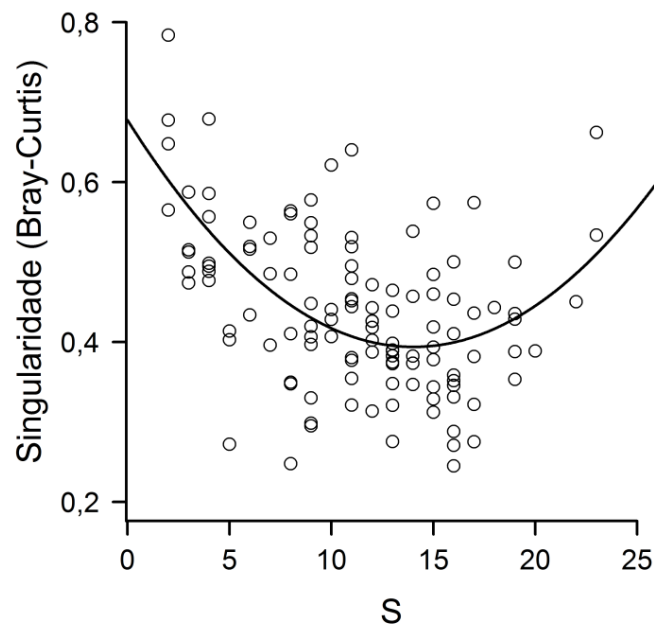


Figura 4. Relação entre singularidade das composições de espécies de peixes (distância ao centroide) em bancos de *Eichhornia crassipes* e a riqueza local de espécies (S).

3.3.2 Escala de lagoa

A diversidade beta (distância média ao centroide) calculada com dados de presença/ausência e o índice de Sørensen variou de 0,26 a 0,45 ($0,34 \pm 0,06$) entre as lagoas. Utilizando dados de abundância e a distância de Bray-Curtis, os valores de diversidade beta variaram entre 0,34 e 0,52 ($0,44 \pm 0,04$). Doze lagoas (80% das lagoas) apresentaram valores de diversidade beta maiores que aqueles esperados segundo o modelo nulo utilizando dados de presença/ausência e a distância de Sørensen (Fig. 5a). Dez lagoas (67% das lagoas) apresentaram valores de diversidade beta menores que aqueles esperados segundo o modelo nulo utilizando dados de abundância e a distância de Bray-Curtis (Fig. 5b). As demais lagoas apresentaram resultados similares àqueles esperados segundo o modelo nulo.

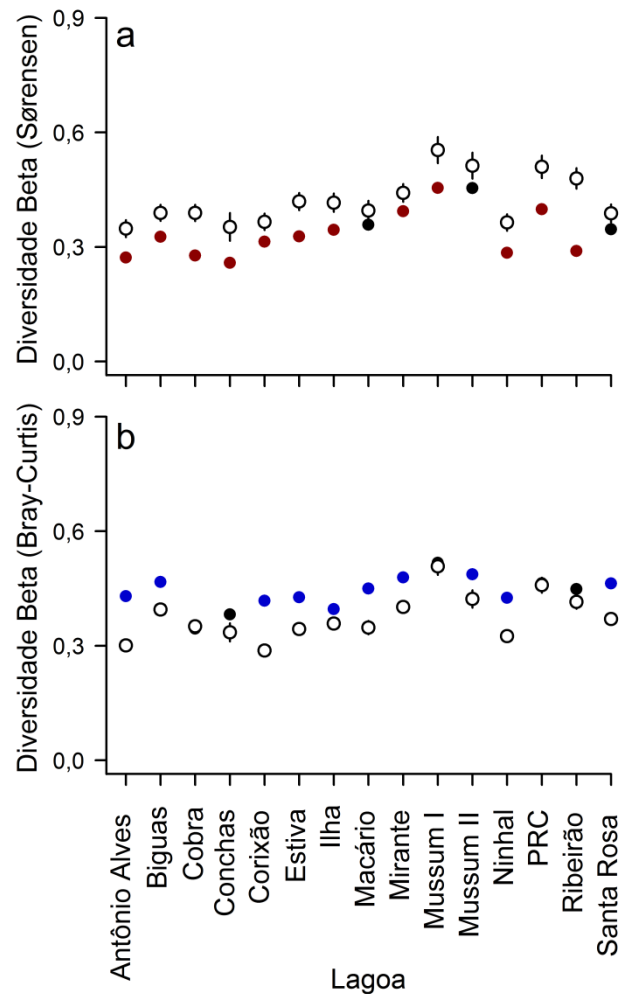


Figura 5. Variação da diversidade beta (distância média ao centroide) em bancos de *Eichhornia crassipes* entre lagoas associadas ao rio Cuiabá. Círculos em vermelho, azul e preto indicam valores observados e os em branco indicam valores esperados segundo o modelo nulo. Círculos em vermelho e azul indicam valores de diversidade beta observados significativamente menores e maiores, respectivamente, que os esperados segundo modelo nulo; Círculos em preto indicam valores de diversidade beta observados similares ao esperado segundo o modelo nulo. Linhas verticais indicam o desvio-padrão dos valores esperados.

Os modelos com diferentes resoluções numéricas (P/A e abundância) apresentaram resultados similares em escala de lagoa. Apresentaremos somente os resultados para os modelos utilizando a distância de Bray-Curtis porque este modelo apresentou menor dependência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies de peixes (Sørensen: D de Hoeffding = 0,13, $p = 0,01$; Bray-Curtis: D de Hoeffding = 0,01, $p = 0,24$). Modelos GLS com diferentes estruturas de correlação espacial apresentaram resultados similares (Apêndice G). Desse modo, apresentamos aqui somente os resultados de um modelo linear sem estrutura

de correlação, pois, esse modelo apresentou o menor valor de AIC. Os resíduos do modelo não apresentaram autocorrelação espacial, atenderam aos pressupostos de homogeneidade de variâncias e normalidade. As variáveis do modelo não apresentaram multicolinearidade e o modelo não apresentou observações com influência substancial sobre as estimativas dos parâmetros (Apêndice G).

A diversidade beta foi positivamente correlacionada com a distância da lagoa em relação ao rio Cuiabá (Fig. 6a) e negativamente correlacionada com a densidade média de *Eichhornia crassipes* (Fig. 6b; $R^2_{\text{ajustado}} = 0,54$; Tabela 2). No entanto, o coeficiente associado com a distância da lagoa ao rio não foi significativo (Tabela 2).

Tabela 2. Regressão múltipla relacionando a diversidade beta com a distância da lagoa ao rio, densidade média de *Eichhornia crassipes* e número de espécies de peixes (S). EP: erro-padrão. Graus de liberdade residuais (*gl*): *gl* = 10.

Parâmetros	Estimativa	EP	<i>t</i>	<i>p</i>
Intercepto	0,49	0,03	16,02	< 0,01
Log10 (Distância + 1)	0,01	$7,4 \times 10^{-3}$	2,08	0,06
Densidade	$-1,0 \times 10^{-5}$	$3,8 \times 10^{-6}$	-2,62	0,02
S	$-2,1 \times 10^{-4}$	$1,2 \times 10^{-3}$	-0,18	0,86

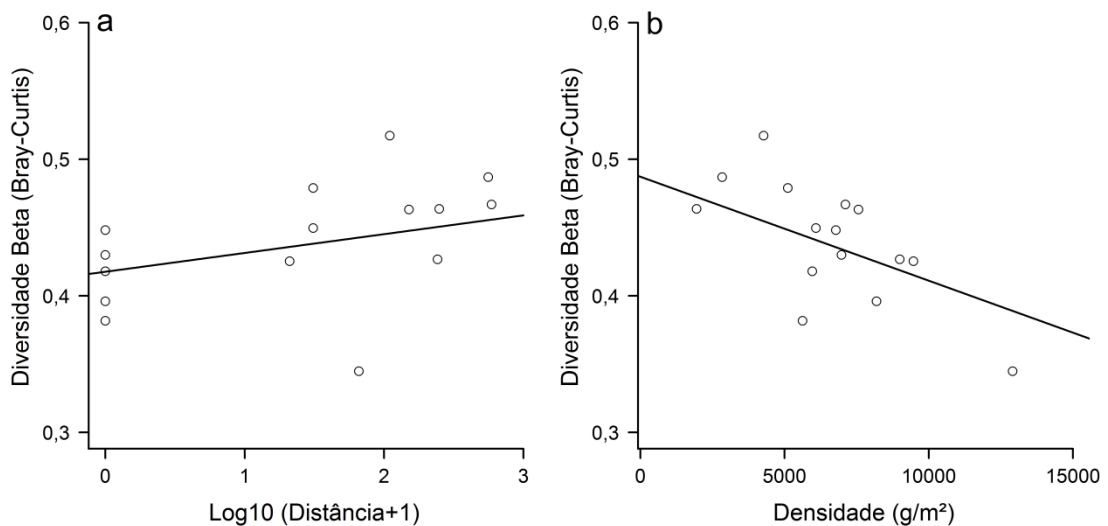


Figura 6. Relação entre diversidade beta (distância média ao centroide) e distância da lagoa ao rio (a) e densidade média de *Eichhornia crassipes* (b). As retas representam efeitos parciais.

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos indicam que a variação na singularidade é influenciada somente pela riqueza de espécies na menor escala espacial. Por outro lado, a diversidade beta foi positivamente correlacionada com a distância da lagoa ao rio e negativamente correlacionada com a densidade média de *E. crassipes* na maior escala espacial. Considerando que essas relações ocorreram tanto para dados de presença-ausência quanto para dados de abundância, os resultados obtidos indicam que os padrões observados independem da resolução numérica utilizada.

As diferenças entre as métricas de dissimilaridade observadas (singularidade e diversidade beta) e aquelas esperadas pelos modelos nulos variaram. Assim, utilizando o coeficiente de Sørensen (dados de presença e ausência) a diferença dos valores observados aos esperados tendeu a ser negativa, enquanto que utilizando o coeficiente de Bray-Curtis (dados de abundância) a direção das diferenças tendeu a ser positiva. Valores positivos (maior dissimilaridade) e negativos (menor dissimilaridade) sugerem distribuições agregadas e uniformes (Kraft et al. 2011; Myers et al. 2015), respectivamente. Em uma distribuição agregada, espécies ou indivíduos de peixes tenderiam a ocorrer somente em poucos bancos de *E. crassipes*, lagoas ou apresentariam uma distribuição irregular nessas amostras. Desse modo, a distribuição espacial agregada aumentaria a dissimilaridade entre as amostras em relação ao esperado pelo modelo nulo (Kraft et al. 2011; Myers et al. 2015; Ricotta 2017). Por outro lado, caso as espécies possam colonizar todos bancos de *E. crassipes*, lagoas ou os indivíduos de cada espécie apresentem uma distribuição uniforme nas amostras, é possível observar uma homogeneização na composição em relação aos valores esperados pelos modelos nulos (Myers et al. 2015; Ricotta 2017). Em conjunto, os resultados obtidos indicam que a ocorrência das espécies de peixes é espacialmente uniforme, enquanto que as abundâncias das espécies apresentam distribuições agregadas.

Os valores de singularidade (escala de banco) foram frequentemente similares àqueles esperados pelos modelos nulos. Os valores de diversidade beta (escala de lagoa) frequentemente diferiram dos esperados pelos modelos nulos. A maior proporção de valores observados diferentes dos modelos nulos em escala de banco do que em escala de lagoa não variou entre as métricas de dissimilaridade. Esses resultados sugerem que efeitos neutros de amostragem (*sensu* Tucker et al. 2016) podem ser mais evidentes em menores escalas espaciais do que em maior escala espacial. Consonante com esses resultados, os modelos lineares indicaram que, em menores escalas espaciais, somente a riqueza de espécies de peixes influenciou a singularidade. Especificamente, detectamos uma relação convexa entre

singularidade e riqueza de espécies. Há evidências que aumento no número de espécies diminua a diversidade beta (e.g., Legendre & De Cáceres 2013; Maloufi et al. 2016). Assim, quanto maior o número de espécies maior a probabilidade de que a composição local não difira conspicuamente daquelas encontradas em outras localidades (mas veja Carrara et al. 2012). Os resultados obtidos indicam que, após um limiar, o incremento de número de espécies nas comunidades aumenta a diferenciação entre as composições. Uma hipótese plausível é que espécies de peixes ocasionais ocorram estocasticamente em bancos de *E. crassipes* (Grossman et al. 1982; Lewis Jr. et al. 2000). Exemplos destas espécies ocasionais são *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger 1837, *Apteronotus albifrons* (Linnaeus 1766) e espécies de Characiformes, Siluriformes e Perciformes de pequeno porte, tais como *Astyanax abramis* (Jenyns 1842), *Ossancora eigenmanni* (Boulenger 1895) e *Bujurquina vittata* (Heckel 1840). Assumindo que as espécies de peixes não tenham restrições ao acesso dos bancos de macrófitas, a ocorrência estocástica de espécies raras aumentaria as singularidades nos extremos de riquezas de espécies independentemente da identidade da espécie. Bancos com riqueza intermediários apresentariam menores singularidades por compartilharem a presença (ou maior abundância) de espécies de peixes comuns. Assim, a variação nos valores de singularidade pode ser atribuída à capacidade de detecção de espécies raras (i.e., efeito neutro de amostragem; Alonso et al. 2006; Myers et al. 2015).

Lagoas mais distantes do rio (i.e. lagoas mais isoladas) tenderam a apresentar maior diversidade beta. Comunidades mais isoladas podem apresentar maior diversidade beta porque o efeito homogeneizador da dispersão é minimizado (Nekola & White 1999; Shurin 2000; Leibold et al. 2004). Lagoas de planície de inundação são ambientes sazonais que apresentam maior conectividade em períodos de cheias, nos quais o aumento do nível do rio conecta ambientes isolados (Lewis Jr. et al. 2000; Thomaz et al. 2007; Bozelli et al. 2015; Penha et al. 2017). Nas cheias, peixes tem acesso potencialmente irrestrito à todas as lagoas da planície de inundação (Lewis Jr. et al. 2000; Pusey et al. 2011). Após as cheias, as lagoas vão progressivamente tornando-se isoladas com a diminuição no nível do rio (Heiler et al. 1995; Lewis Jr. et al. 2000). A velocidade com a qual isolam-se as lagoas varia em função da distância e altitude das mesmas em relação aos rios principais (Heiler et al. 1995; Lewis Jr. et al. 2000). Desse modo, lagoas mais próximas ao rio podem apresentar ictiofauna mais similar (menor diversidade beta) porque essas lagoas ou estão permanentemente conectadas ao rio ou serão aquelas que ficarão um maior tempo conectadas ao rio no período de águas altas.

A teoria de metacomunidades prediz que a diversidade beta é positivamente correlacionada com a HA porque *habitat* heterogêneos comportam nichos de um maior

número de espécies distintas, devido a intensificação do processo de "seleção de espécies" (*species sorting*) entre comunidades locais (Chase & Leibold 2003; Heino et al. 2015a). Contudo, evidências empíricas de ausência de efeitos ou de relações negativas entre diversidade beta e HA são comuns (e.g., Carvalho & Cardoso 2014; Heino et al. 2015b). Os resultados obtidos indicam, como tendência, que a diversidade beta foi negativamente correlacionada com HA (densidade média de *E. crassipes*). É possível que o aumento da densidade de *E. crassipes* limite fisicamente a exploração desses *habitats* por diferentes espécies de peixes. Essa hipótese sugere uma convergência na morfologia ou em tamanhos corporais das espécies de peixes que exploram *habitats* heterogêneos, como tem sido observado para outros táxons tais como formigas (Gibb & Parr 2013). Por outro lado, lagoas de planícies de inundação neotropicais apresentam predadores evolutivamente adaptados à exploração de bancos de macrófitas (e.g., *Hoplias malabaricus* e *Crenicichla* spp.; Sazima 1986; Piana et al. 2006). Predadores que escolham seletivamente suas presas em bancos de macrófitas heterogêneos podem levar a menores diversidades beta nesses bancos pela exclusão de espécies de presas (Howeth et al. 2013; Tiberti et al. 2014; Van Allen et al. 2017). As duas hipóteses (i.e., menor diversidade beta por restrições físicas ou por predação seletiva) podem explicar a tendência de relação negativa entre diversidade beta e HA que observamos.

Eichhornia crassipes é nativa do Pantanal, mas essa espécie foi introduzida em vários outros países (e.g., Brundu 2015; Higuti & Martens 2016). Há estudos indicando impactos de *E. crassipes* introduzidas sobre atributos da estrutura da comunidade e de populações de peixes nativos, tais como, diferenças em composição e redução na densidade de peixes comparada à macrófitas nativas (Troutman et al. 2007) e mudança na dieta de espécies de peixes (Njiru et al. 2004). Contudo, tanto quanto sabemos, não há estudos avaliando o impacto de *E. crassipes* sobre a diversidade beta de peixes em comunidades invadidas. Como observamos uma relação negativa entre densidade de *E. crassipes* e diversidade beta de peixes, é possível que comunidades invadidas, com alta densidade de *E. crassipes*, apresentem biota homogeneizada em relação às comunidades com presença de macrófitas nativas ou não invadidas.

Em conclusão, de forma congruente com o que tem sido observado em outros estudos (Heino et al. 2013; 2015b), os resultados obtidos indicam que a influência de processos neutros, de nicho e de suas respectivas variáveis substitutas (riqueza e HA) sobre a diversidade beta de peixes de lagoas de planície de inundação pode mudar dependendo da escala espacial avaliada. Estudos recentes evidenciam que o efeito de variáveis ambientais sobre a diversidade beta pode variar temporalmente (Van Allen et al. 2017). Como avaliamos

a influência da HA e isolamento somente em um período (de seca), uma potencial hipótese a ser explorada em estudos futuros é se os padrões que detectamos persistem em períodos de cheias. Espera-se que no período de cheias não exista uma influência relevante da distância da lagoa ao rio sobre a diversidade beta porque as lagoas estão conectadas e a dispersão não é limitada (Lewis Jr. et al. 2000; Penha et al. 2017). Em relação à HA, espera-se que a HA continue a influenciar a singularidade e diversidade beta porque restrições físicas à exploração de bancos complexos ou predação seletiva devem persistir nas cheias. Testar essas hipóteses permite avaliar se processos que ocorrem em escala temporal (ciclo hidrológico) podem influenciar processos espaciais (isolamento e HA) sobre a variação da composição de peixes em planícies de inundação.

REFERÊNCIAS

- Albanese, B., Angermeier, P.L. & Dorai-Raj, S. 2004. Ecological correlates of fish movement in a network of Virginia streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 857–869.
- Alonso, D., Etienne, R.S. & McKane, A.J. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 451–457.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19–28.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683–693.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C., Baltar, S.L.S.M.A. 2007. Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611-619.
- Astorga, A., Death, R., Death, F., Paavola, R., Chakraborty, M. & Muotka, T. 2014. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: The case of New Zealand stream invertebrates. *Ecology and Evolution* 4: 2693–2702.
- Azeria, E.T., Ibarzabal, J., Boucher, J. & Hérbert, C. 2011. Towards a better understanding of beta diversity: Deconstructing composition patterns of saproxylic beetles breeding in recently burnt boreal forests. In: Pavlinov, I.Y., ed. *Research in biodiversity: Models and applications*. Rijeka: Intech Open, pp 75–94.

- Baginski, L.J., Florentino, A.C., Fernandes, I.M., Penha, J.M.F. & Mateus, L.A.F. 2007. A dimensão espacial e temporal da diversidade de peixes da zona litoral vegetada de lagoas marginais da planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal, Brasil. *Biota Neotropica* 7: 233–238.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2015. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-9. <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 127–135.
- Bozelli, R.L., Thomaz, S.M., Padial, A.A., Lopes, P.M. & Bini, L.M. 2015. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia* 753: 233–241.
- Britski, H.A., Silimon, K.Z.S. & Lopes, B.S. 2003. Peixes do pantanal: Manual de identificação. Corumbá: EMBRAPA, p 227.
- Brundu, G. 2015. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia* 746: 61–79.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York: Springer, p 488.
- Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I. & Rinaldo, A. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 5761–5766.
- Carvalho, J.C. & Cardoso, P. 2014. Drivers of beta diversity in Macaronesian spiders in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography* 41: 1859–1870.
- Casatti, L., Mendes, H.F. & Ferreira, K.M. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 213–222.
- Chase, J.M., Kraft, N.J.B., Smith, K.G., Vellend, M. & Inouye, B.D. 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere* 2: art24.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. Chicago: The University of Chicago Press, 212 p.
- Da Silva, P.G. & Hernández, M.I.M. 2014. Local and regional effects on community structure of dung beetles in a mainland-island scenario. *PLoS One* 9: e111883.

- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609–628.
- Dragow, F. 1986. Polychoric and polyserial correlations. In: Kotz, S. & Johnson, N. eds. *The encyclopedia of statistics*. New Jersey: Wiley, pp 68–74.
- Fantin-Cruz, I., Pedrollo, O., Castro, N.M.R., Girard, P., Zeilhofer P. & Hamilton, S.K. 2011. Historical reconstruction of floodplain inundation in the Pantanal (Brazil) using neural networks. *Journal of Hydrology* 399: 376–384.
- Freestone, A.L. & Inouye, B.D. 2006. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology* 87: 2425–2432.
- Fox, J. & Monette, G. 1992. Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association* 87: 178–183.
- Gibb, H. & Parr, C.L. 2013. Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. *PLoS One* 8: e64005.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606–2621.
- Grman, E. & Brudvig, L.A. 2014. Beta diversity among prairie restorations increases with species pool size, but not through enhanced species sorting. *Journal of Ecology* 102: 1017–1024.
- Grossman, G.D., Moyle, P.B. & Whitaker Jr., J.O. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: A test of community theory. *The American Naturalist* 120: 423–454.
- Hair Jr., J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.L. & Black, W.C. 1995. *Multivariate data analysis*. New York: Macmillan, p 785.
- Harrell Jr., F.E. 2015. *Hmisc: Harrell miscellaneous*. R package version 3.16-0. <http://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>
- Hoeffding, W. 1948. A non-parametric test of independence. *Annals of Mathematical Statistics* 19: 546–557.
- Heiler, G., Hein, T., Schiemer, F. & Bornette, G. 1995. Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated Rivers: Research & Management* 11: 351–361.

- Heino, J., Bini, L.M., Andersson, J., Bergsten, J., Bjelke, U. & Johansson, F. 2017. Unravelling the correlates of species richness and ecological uniqueness in a metacommunity of urban pond insects. *Ecological Indicators* 73: 422–431.
- Heino, J., Grönroos, M., Ilmonen, J., Karhu, T., Niva, M. & Paasivirta, L. 2013. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science* 32: 142–154.
- Heino, J., Melo, A.S. & Bini, L.M. 2015a. Reconceptualising the beta diversity–environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* 60: 223–241.
- Heino, J., Melo, A.S., Bini, L.M., Altermatt, F., Al-Shami, S.A., Angeler, D.G., Bonada, N., Brand, C., Callisto, M., Cottenie, K., Dangles, O., Dudgeon, D., Encalada, A., Göthe, E., Grönroos, M., Hamada, N., Jacobsen, D., Landeiro, V.L., Ligeiro, R., Martins, R.T., Miserendino, M.L., Rawi, C.S.M., Rodrigues, M.E., Roque, F.O., Sandin, L., Schmera, D., Sgarbi, L.F., Simaika, J.P., Siqueira, T., Thompson, R.M. & Townsend, C.R. 2015b. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and Evolution* 5: 1235–1248.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekotter, T., Lens, L., Liira, J., Schweiger, O., Speelmans, M., Vandomme, V. & Bugter, R. 2009. Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 18: 607–616.
- Higuti, J. & Martens, K. 2016. Invasive South American floating plants are a successful substrate for native Central African pleuston. *Biological Invasions* 18: 1191–1201.
- Hoeffding, W. 1948. A non-parametric test of independence. *Annals of Mathematical Statistics* 19: 546–557.
- Howeth, J.G., Weis, J.J., Brodersen, J., Hatton, E.C. & Post, D.M. 2013. Intraspecific phenotypic variation in a fish predator affects multitrophic lake metacommunity structure. *Ecology and Evolution* 3: 5031–4044.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Kovalenko, K.E., Dibble, E.D., Agostinho, A.A., Cantanhêde, G. & Fugi, R. 2010. Direct and indirect effects of an introduced piscivore, *Cichla kelberi* and their modification by aquatic plants. *Hydrobiologia* 638: 245–253.

- Kraft, N.J.B., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., Stegen, J.C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M.J., Cornell, H.V., Davies, K.F., Freestone, A.L., Inouye, B.D., Harrison, D.P. & Myers, J.A. 2011. Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* 333: 1755–1758.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B. & Christensen, R.H.B. 2016. lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models. R package version 2.0-32. <http://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>
- 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.
- Legendre, P. & De Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16: 951–963.
- Legendre, P. & Legendre, L. 2012. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier, p 853.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lewis Jr., W.M., Hamilton, S.K., Lasi, M.A., Rodríguez, M., & Saunders III, J.F. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., Declerck, P., Flohre, A., Gantner, S., Güllow, N., Hörtnagl, P., Meier, S. & Pecceu, B. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482–491.
- Maloufi, S., Catherine, A., Mouillot, D., Louvard, C., Couté, A., Bernard, C. & Troussellier, M. 2016. Environmental heterogeneity among lakes promotes hyper β -diversity across phytoplankton communities. *Freshwater Biology* 61: 633–645.
- May, R.M. & MacArthur, R.H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 69: 1109–1113.
- Myers, J.A., Chase, J.M., Crandall, R.M. & Jiménez, I. 2015. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *Journal of Ecology* 103: 1291–1299.

- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 133–142.
- Nekola, J.C. & White, P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867–878.
- Njiru, M., Okeyo-Owuor, J.B., Muchiri, M. & Cowx, I.G. 2004. Shifts in the food of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) in lake Victoria, Kenya. *African Journal of Ecology* 42: 163–170.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2015. *vegan: Community ecology package*. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pelicice, F.M., Thomaz, S.M. & Agostinho, A.A. 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology*, 6: 543–550.
- Penha, J., Landeiro, V.L., Ortega, J.C.G. & Mateus, L. 2017. Interchange between flooding and drying, and spatial connectivity control the fish metacommunity structure in lakes of the Pantanal wetland. *Hydrobiologia* 797: 115–126.
- Piana, P.A., Gomes, L.C. & Agostinho, A.A. 2006. Comparison of predator–prey interaction models for fish assemblages from the neotropical region. *Ecological Modelling* 192: 259–270.
- Piana, P.A., Gubiani, É.A. & Gomes, L.C. 2014. A modified metapopulation model to predict colonisation and extinction rates in fragmented aquatic systems. *Ecological Engineering* 73: 26–30.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team. 2015. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-120. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pusey, B.J., Kennard, M.J., Burrows, D., Perna, C., Kyne, P., Cook, B. & Hughes, J. 2011. Freshwater fish. In: Pusey, B.J. ed. *Aquatic biodiversity in northern Australia: patterns, threats and future*. Darwin: Charles Darwin University Press, pp 71–92.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data-analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press, p 537.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

- Ricotta, C. 2017. Of beta diversity, variance, evenness, and dissimilarity. *Ecology and Evolution* 7: 4835–4843.
- Robinson, C.L.K., Yakimishyn, J. & Dearden, P. 2011. Habitat heterogeneity in eelgrass fish assemblage diversity and turnover. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21: 625–635.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology* 29: 53–65.
- Shurin, J.B. 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology* 81: 3074–3086.
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E. & Edwards, D.P. 2016. How should Beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31: 67–80.
- Stein, A. & Kreft, H. 2015. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews* 90: 815–836.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M. & Bozelli, R.L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1–13.
- Thomaz, S.M. & Cunha, E.R. 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218–236.
- Tiberti, R., von Hardenberg, A. & Bogliani, G. 2014. Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia* 724: 1–19.
- Troutman, J.P., Rutherford, D.A. & Kelso, W.E. 2007. Patterns of habitat use among vegetation-dwelling littoral fishes in the Atchafalaya river basin, Louisiana. *Transactions of the American Fisheries Society* 136: 1063–1075.
- Tucker, C.M., Shoemaker, L.G., Davies, K.F., Nemergut, D.R. & Melbourne, B.A. 2016. Differentiating between niche and neutral assembly in metacommunities using null models of β -diversity. *Oikos* 125: 778–789.
- Van Allen, B.G., Rasmussen, N.L., Dibble, C.J., Clay, P.A. & Rudolf, V.H.W. 2017. Top predators determine how biodiversity is partitioned across time and space. *Ecology Letters* 20: 1004–1013.
- Zorzal-Almeida, S., Bini, L.M. & Bicudo, D.C. 2017. Beta diversity of diatoms is driven by environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. *Hydrobiologia* 800: 7–16.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer, p 574.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.

APÊNDICE E - Posição geográfica, dados abióticos e cobertura de macrófitas nas lagoas da Reserva Particular do Patrimônio Natural - SESC Pantanal

Tabela S1. Posição geográfica, dados abióticos e cobertura de macrófitas nas lagoas da Reserva Particular do Patrimônio Natural - SESC Pantanal.

Lagoas	Latitude (°S)	Longitude (°W)	Área da lagoa (ha)	Distância da lagoa ao rio (m)	Cobertura de macrófitas (%)
Antônio Alves	-16,5259	-56,3898	17,59	0,00	25,00
Biguas	-16,5178	-56,3896	16,90	589,00	25,00
Cobras	-16,7317	-56,5026	4,51	65,00	75,00
Conchas	-16,6753	-56,4628	34,62	0,00	25,00
Corixão	-16,5608	-56,4166	9,28	0,00	75,00
Estiva	-16,6513	-56,4790	5,70	240,73	50,00
Ilha	-16,6423	-56,4573	8,50	0,00	75,00
Macário	-16,6358	-56,4585	14,65	30,00	25,00
Mirante	-16,5208	-56,3870	6,34	30,00	25,00
Mussum I	-16,6475	-56,4713	0,92	108,97	50,00
Mussum II	-16,6459	-56,4773	1,56	558,21	75,00
Ninhal	-16,6327	-56,4505	7,41	20,00	50,00
PRC	-16,6663	-56,4715	0,14	248,00	100,00
Ribeirão	-16,7378	-56,4866	5,39	0,00	75,00
Santa Rosa	-16,6989	-56,4934	20,30	150,00	25,00

APÊNDICE F - Comparação de modelos lineares generalizados de efeitos mistos utilizando distância de Sørensen ou de Bray-Curtis como variável resposta e diagnóstico do modelo

Utilizamos regressões múltiplas para testar as relações entre singularidade (distâncias aos centroides; variável resposta) e as variáveis explanatórias densidade do banco (como variável substituta de HA) e riqueza local (por banco) de espécies de peixes. A riqueza de espécies de peixes por banco foi adicionada no modelo como uma covariável. Essas regressões múltiplas consistiram em um modelo linear generalizado de efeitos mistos (GLMM) com uma distribuição Gaussiana e uma função de ligação de identidade (Bolker et al. 2009; Zuur et al. 2009). As variáveis densidade do banco de *E. crassipes* e a riqueza de espécies de peixes entraram nos modelos como efeitos fixos, enquanto o componente de efeito aleatório foi a lagoa em que os bancos foram amostrados. Após inspeção visual de gráficos de dispersão entre singularidade e riqueza de espécies de peixes, detectamos relações não-lineares. Desse modo, adicionamos um termo quadrático representando o número de espécies de peixes em ambos os GLMM. Os parâmetros dos GLMM foram estimados por máxima-verossimilhança restrita (Bolker et al. 2009).

Avaliamos o pressuposto de independência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies pelo teste de Hoeffding (Hoeffding 1948). O teste de Hoeffding mensura a associação entre duas variáveis, a estatística do teste (D) varia de -0,5 a 1,0 e maiores valores indicam maior dependência entre as variáveis. Testamos o pressuposto de distribuição normal dos resíduos dos modelos de regressão múltipla por gráficos de quantis (Quinn & Keough 2002; Zuur et al. 2010). Testamos o pressuposto de homogeneidade de variância dos resíduos dos modelos de regressão múltipla por gráfico de dispersão entre os valores ajustados e resíduos padronizados (Quinn & Keough 2002; Zuur et al. 2010). Avaliamos a multicolinearidade nas regressões múltiplas por correlações de Pearson entre as variáveis explanatórias e pelo fator de inflação da variância (VIF; Fox & Monette 1992; Zuur et al. 2010). Consideramos um limiar de $VIF \geq 10$ como indicio de colinearidade forte (Hair Jr. et al. 1995).

1. Avaliação do tipo de distância utilizada para estimar a singularidade na composição de espécies

Em escala de banco de macrófita, os GLMMs apresentaram moderado poder preditivo (distância de Sørensen: $R^2_m = 0,46$; distância de Bray-Curtis: $R^2_m = 0,35$). Em ambos os GLMM, o aumento no número de espécies de peixes amostrados em cada banco influenciou a distância ao centroide em uma tendência quadrática (Tabela S1; Fig. S1). A distância ao

centroide tendeu a diminuir com o aumento no número de espécie de peixes até um limite de aproximadamente 15 espécies de peixes amostrados, depois desse limiar a distância ao centroide tendeu a aumentar em bancos de *Eichhornia crassipes* com maior número de espécies de peixes amostrados.

Tabela S2. Estimativas dos parâmetros de modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) relacionando a distância ao centroide à densidade do banco de *Eichhornia crassipes* e ao número de espécies de peixes amostrados (S). EP: erro-padrão. Graus de liberdade residuais iguais a 100 e 93 para o GLMM utilizando a distância de Sørensen e Bray-Curtis como variável resposta, respectivamente. Efeitos aleatórios (lagoa), Distância de Sørensen: $s = 0,03$; Distância de Bray-Curtis: $s = 0,02$.

Distância	Parâmetro	Estimativa	EP	<i>t</i>	<i>p</i>
Sørensen	Intercepto	0,64	0,04	16,56	< 0,01
	Densidade	-2×10^{-6}	3×10^{-6}	-0,89	0,39
	S	-0,04	0,01	-6,28	< 0,01
	S²	$1,3 \times 10^{-3}$	$2,8 \times 10^{-4}$	4,62	< 0,01
Bray-Curtis	Intercepto	0,69	0,04	18,94	< 0,01
	Densidade	-3×10^{-6}	2×10^{-6}	-1,02	0,33
	S	-0,04	0,01	-6,18	< 0,01
	S²	$1,4 \times 10^{-3}$	$2,8 \times 10^{-4}$	5,33	< 0,01

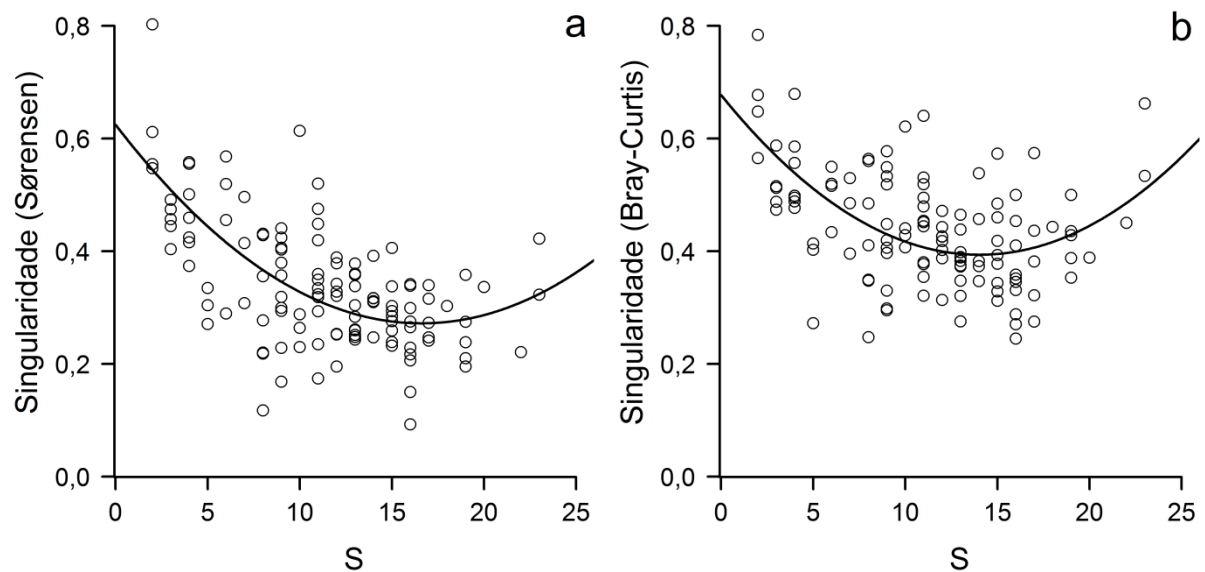


Figura S1. Relação entre a singularidade (distância ao centroide) e o número de espécies de peixes amostrados em cada banco (S). As curvas representam efeitos parciais.

2. Avaliação de multicolinearidade, pressupostos e diagnóstico do modelo linear

Nós mantivemos nos inferências sobre os modelos lineares que utilizaram a distância de Bray-Curtis porque este modelo apresentou menor dependência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies de peixes. O valor da estatística D de Hoeffding mensurando a dependência estocástica entre riqueza de espécies e singularidade mensurada pelo coeficiente de Bray-Curtis foi cerca de metade do valor mensurado pelo coeficiente de Sørensen (Sørensen: D de Hoeffding = 0,1, $p < 0,01$; Bray-Curtis: D de Hoeffding = 0,06, $p < 0,01$; note que devido ao nosso grande tamanho amostral, pequenos desvios são estatisticamente significativos). Ambas as a densidade de *Eichhornia crassipes* e a riqueza de espécies de peixes (variáveis explanatórias do modelo) apresentaram correlação moderada ($r = 0,40$) e baixos valores de VIF (Densidade: VIF = 1,28; Riqueza: VIF = 3,48), indicando que multicolinearidade não é um artifício relevante na regressão múltipla. O modelo atendeu aos pressupostos de homogeneidade de variâncias (Figura S2a), normalidade na distribuição dos resíduos (Figura S2b) e não apresentou observações com influência significativa sobre as estimativas dos parâmetros (Figura S2c).

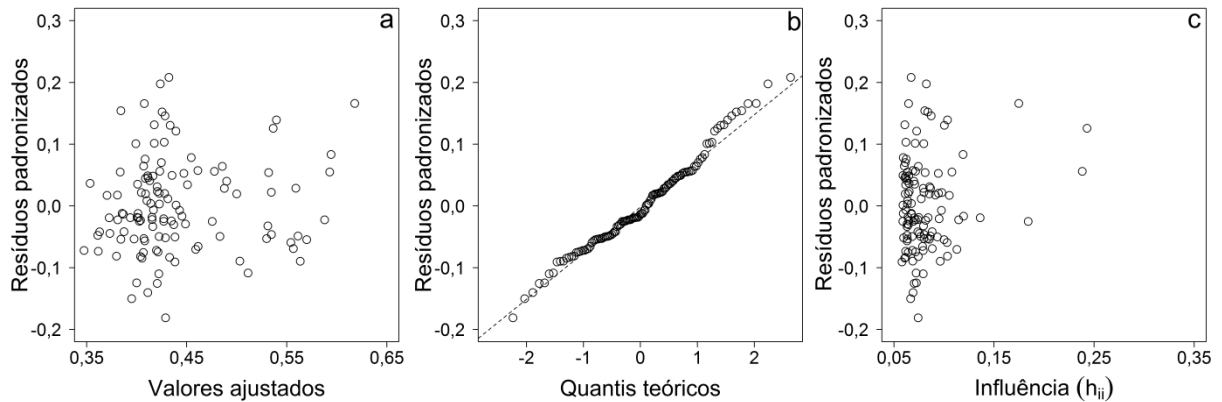


Figura S2. Diagnóstico do modelo de regressão múltipla relacionando a diversidade beta à densidade de *Eichhornia crassipes* e riqueza de espécies de peixes. a: relação entre os resíduos padronizados e os valores ajustados; b: relação entre os resíduos padronizados e os quantis teóricos de uma distribuição normal; c: relação entre os resíduos padronizados e a influência de cada observação no modelo (mensurado pela estatística h_{ii}).

REFERÊNCIAS

- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 127–135.
- Fox, J. & Monette, G. 1992. Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association* 87: 178–183.
- Hair Jr., J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.L. & Black, W.C. 1995. *Multivariate data analysis*. New York: Macmillan, p 785.
- Hoeffding, W. 1948. A non-parametric test of independence. *Annals of Mathematical Statistics* 19: 546–557.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data-analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press, p 537.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer, p 574.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.

APÊNDICE G - Resultados dos modelos lineares de quadrados mínimos generalizados (GLS) utilizando diferentes estruturas de correlação espacial, comparação de GLS utilizando distância de Sørensen ou de Bray-Curtis como variável resposta e diagnóstico do modelo

Nós utilizamos regressões múltiplas para testar as relações entre diversidade beta e as variáveis explanatórias densidade média dos bancos de cada lagoa (HA), distância da lagoa ao rio (transformada por $\log_{10}x+1$) e riqueza de espécies de peixes na lagoa. Essas regressões múltiplas consistiram em um modelo linear de quadrados mínimos generalizados (GLS; Dormann et al. 2007; Zuur et al. 2009). Utilizamos diferentes estruturas de correlação espacial (nenhuma estrutura, Gaussiana, Esférica, Linear, Exponencial e Racional Quadrática) nos modelos GLS. Avaliamos a parcimônia dos GLS pelo critério de informação de Akaike (AIC; Burham & Anderson 2002; Zurr et al. 2009).

Nos testamos o pressuposto de independência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies pelo teste de Hoeffding (Hoeffding 1948). Avaliamos o pressuposto de homogeneidade de variância dos resíduos dos modelos de regressão múltipla por gráfico de dispersão entre os valores ajustados e resíduos padronizados (Quinn & Keough 2002; Zuur et al. 2010). Avaliamos multicolinearidade nas regressões múltiplas por correlações de Pearson entre as variáveis explanatórias e pelo fator de inflação da variância (VIF; Fox & Monette 1992; Zuur et al. 2010). Consideramos um limiar de $VIF \geq 10$ como indicio de colinearidade forte (Hair Jr. et al. 1995).

Testamos uma possível autocorrelação espacial nos resíduos do modelo linear pelo correlograma de Mantel (Legendre & Legendre 2012). As classes de distâncias no correlograma foram determinadas pelo método de Sturges (Legendre & Legendre 2012).

1. Avaliação de diferentes estruturas de correlação espacial

Os valores de AIC variaram pouco tanto nos modelos lineares tendo como variável resposta a diversidade beta mensurada pela distância de Sørensen quanto naqueles utilizando a distância de Bray-Curtis (Tabela S3). A diferença entre os valores de AIC em relação ao melhor modelo (ΔAIC) foi de duas unidades para modelos utilizando a distância de Sørensen e de no máximo 1,10 unidades para os modelos utilizando a distância de Bray-Curtis. Modelos lineares sem nenhuma estrutura de correlação espacial apresentaram os menores valores de AIC para ambas as variáveis respostas (distância de Sørensen e distância de Bray-Curtis; Tabela S3).

Tabela S3. Valores do critério de informação de Akaike (AIC) para modelos lineares com diferentes estruturas de correlação espacial.

Resposta	Estrutura	AIC	ΔAIC
Sørensen	Nenhuma	-50,40	0,00
	Gaussiana	-48,40	2,00
	Esférica	-48,40	2,00
	Linear	-48,40	2,00
	Exponencial	-48,40	2,00
	Racional Quadrática	-48,40	2,00
Bray-Curtis	Nenhuma	-57,53	0,00
	Gaussiana	-57,15	0,38
	Esférica	-56,95	0,58
	Linear	-57,24	0,29
	Exponencial	-56,43	1,10
	Racional Quadrática	-56,49	1,04

2. Avaliação do tipo de distância utilizada para estimar a diversidade beta

Em escala de lagoa, ambos os modelos lineares apresentaram alto poder preditivo (distância de Sørensen: $F_{3,11} = 9,14$; $p < 0,01$; $R^2_{ajustado} = 0,64$; distância de Bray-Curtis: $F_{3,11} = 6,51$; $p = 0,01$; $R^2_{ajustado} = 0,54$). A diversidade beta foi positivamente correlacionada com a distância da lagoa em relação ao rio Cuiabá e negativamente correlacionada com a densidade média de *Eichhornia crassipes* (Tabela S4; Figura S3). Entretanto, a variação da diversidade beta em função da densidade média de *E. crassipes* não foi estatisticamente significativa no modelo utilizando a distância de Sørensen. Além disso, a variação da diversidade beta em função da distância da lagoa ao rio não foi estatisticamente significativa no modelo utilizando a distância de Bray-Curtis.

Tabela S4. Regressão múltipla linear relacionando a diversidade beta com a distância da lagoa ao rio (Dist), densidade média de *Eichhornia crassipes* e número de espécies de peixes (S). EP: erro-padrão. Graus de liberdade residuais (gl): $gl = 10$.

Resposta	Parâmetro	Estimativa	EP	t	p
Sørensen	Intercepto	0,42	0,04	10,73	< 0,01
	Log ₁₀ (Dist+1)	0,03	0,01	2,91	0,01
	Densidade	-1×10^{-5}	$4,9 \times 10^{-6}$	-2,12	0,06
	S	$-1,6 \times 10^{-3}$	$1,5 \times 10^{-3}$	-1,10	0,30
Bray-Curtis	Intercepto	0,49	0,03	16,02	< 0,01
	Log ₁₀ (Dist+1)	0,02	0,01	2,08	0,06
	Densidade	-1×10^{-5}	$3,8 \times 10^{-6}$	-2,62	0,02
	S	$-2,1 \times 10^{-4}$	$1,2 \times 10^{-3}$	-0,19	0,86

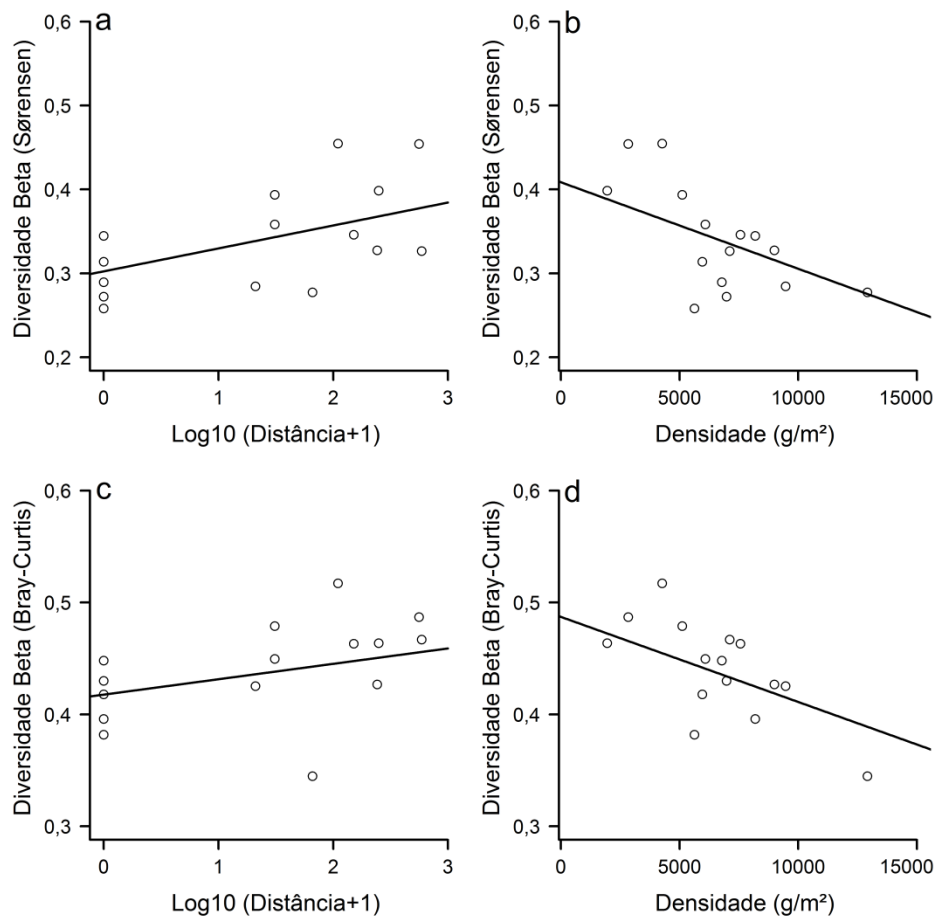


Figura S3. Relação entre a diversidade beta (distância média ao centroide) e distância da lagoa ao rio (a, c) e densidade média de *Eichhornia crassipes* (b, d). As retas representam efeitos parciais.

3. Avaliação de multicolinearidade, pressupostos e diagnóstico do modelo linear

Nós mantivemos nos inferências sobre os modelos lineares que utilizaram a distância de Bray-Curtis como variável resposta porque este modelo apresentou menor dependência estocástica entre a singularidade e a riqueza de espécies de peixes (Sørensen: D de Hoeffding = 0,13, $p = 0,01$; Bray-Curtis: D de Hoeffding = 0,01, $p = 0,24$). As variáveis explanatórias apresentaram correlações de Pearson fracas (Densidade e Distância: $r = -0,29$; Distância e Riqueza: $r = -0,16$) a fortes (Densidade e Riqueza: $r = 0,64$). Entretanto, os baixos valores de VIF (Distância: VIF = 1,03; Densidade: VIF = 1,70; Riqueza: VIF = 1,72), indicaram que a multicolinearidade não é um artifício relevante na regressão múltipla.

O modelo atendeu aos pressupostos de homogeneidade de variâncias (Figura S4a), normalidade na distribuição dos resíduos (Figura S4b) e não apresentou observações com influência significativa sobre as estimativas dos parâmetros do modelo (Figura S4c). O correlograma de Mantel não indicou autocorrelação espacial significativa nos resíduos do modelo (Fig S5).

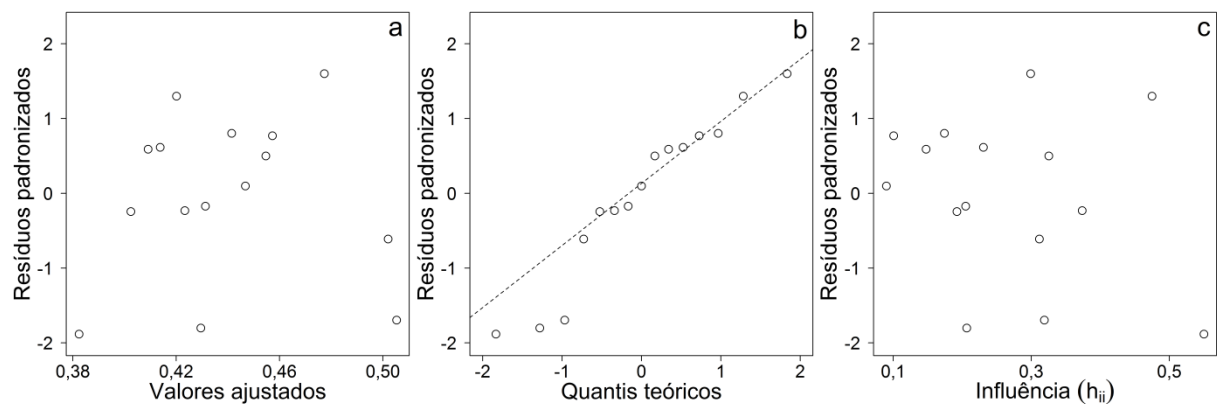


Figura S4. Diagnóstico do modelo de regressão múltipla relacionando a diversidade beta à distância da lagoa ao rio, densidade de *Eichhornia crassipes* e riqueza de espécies de peixes. a: relação entre os resíduos padronizados e os valores ajustados; b: relação entre os resíduos padronizados e os quantis teóricos de uma distribuição normal; c: relação entre os resíduos padronizados e a influência de cada observação no modelo (mensurado pela estatística h_{ii}).

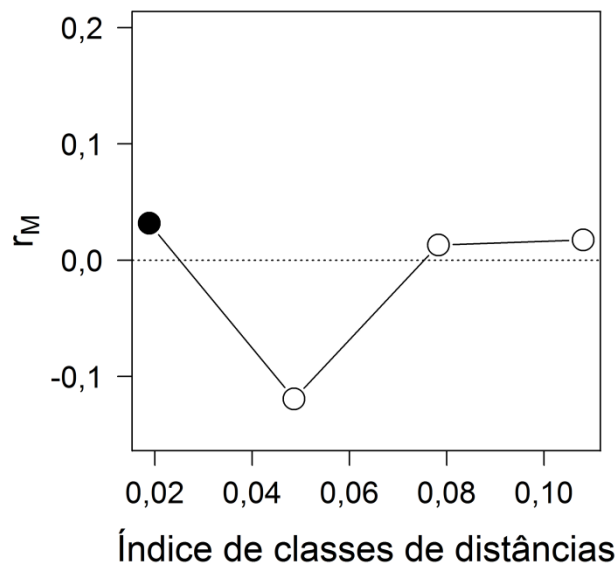


Figura S5. Correlograma de Mantel dos resíduos do modelo linear relacionando a diversidade beta à distância da lagoa ao rio, densidade de *Eichhornia crassipes* e riqueza de espécies. Círculos fechados e abertos indicam correlações de Mantel (r_M) significativas e não-significativas, respectivamente.

REFERÊNCIAS

- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 127–135.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York: Springer, p 488.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609–628.
- Fox, J. & Monette, G. 1992. Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association* 87: 178–183.
- Hair Jr., J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.L. & Black, W.C. 1995. *Multivariate data analysis*. New York: Macmillan, p 785.
- Hoeffding, W. 1948. A non-parametric test of independence. *Annals of Mathematical Statistics* 19: 546–557.

- Legendre, P. & Legendre, L. 2012. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier, p 853.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. 2002. Experimental design and data-analysis for biologists. Cambridge: Cambridge University Press, p 537.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer, p 574.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A heterogeneidade ambiental apresenta um efeito consistentemente positivo sobre a riqueza de espécies. Esse efeito não varia entre grupos taxonômicos amplos, tipos de ecossistemas, tipo de heterogeneidade ambiental mensurada, escala espacial e artefatos metodológicos. Embora pode observar-se uma relação positiva entre a heterogeneidade ambiental e riqueza há décadas, a capacidade em determinar ou diferenciar o efeito de processos que possivelmente determinam essa relação ainda é incipiente.

O preenchimento dessa lacuna do conhecimento é importante para o entendimento tanto teórico quanto aplicado do efeito da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza de espécies. Deve-se abandonar delineamentos experimentais com objetivo de somente manipular os níveis de heterogeneidade e delinear-se experimentos que manipulem mecanismos que expliquem a relação entre heterogeneidade-riqueza ou controlem variáveis que possam causar confusão nessa relação. Experimentos futuros devem ser delineados visando manipular mecanismos como refúgio contra predação, maior quantidade ou diversidade de recurso e controle de variáveis como área e abundância. A manipulação conjunta desses mecanismos e variáveis é exequível e permitirá um entendimento mais completo sobre os mecanismos que determinam o efeito da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza de espécies.

Apesar do efeito positivo da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza de espécies que detectou-se pela meta-análise, observou-se que o efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta variou entre as escalas espaciais consideradas. A heterogeneidade ambiental influenciou a variação na composição de espécies somente em maior escala espacial. Essa relação foi negativa e pode ser potencialmente explicada por restrições ao acesso de espécies de peixes ou por predação seletiva em bancos de *Eichhornia crassipes* muito complexos. Também observou-se que processos neutros apresentam maior influência na variação da composição de espécies nos bancos de *E. crassipes* em menor escala espacial, enquanto que a variação da composição é influenciada por processos de nicho e de dispersão em maior escala espacial.

Uma lacuna potencial que pode ser explorada por estudos é que na presente tese avaliou-se o efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta somente no período de águas baixas. Devido ao fato que o pulso de inundação apresenta um efeito relevante na variação da composição de peixes em planícies de inundação, uma contribuição importante em estudos futuros será avaliar se ou como os padrões detectados variam entre os períodos de águas baixas e altas.