

**UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
NÍVEL DOUTORADO**

LEANDRO BIEGER

**METACOMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS
ÚMIDAS INTERMITENTES DE ALTITUDE DO SUL DO BRASIL**

SÃO LEOPOLDO

2015

Leandro Bieger

METACOMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS
ÚMIDAS INTERMITENTES DE ALTITUDE DO SUL DO BRASIL

Tese apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Doutor em
Biologia, pelo Programa de Pós-
Graduação em Biologia da Universidade
do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS

Orientadora: Profa. Dr. Cristina Stenert

São Leopoldo

2015

B586m Bieger, Leandro
Metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas
intermitentes de altitude do sul do Brasil / Leandro Bieger. -- 2015.
89 f. : il. color. ; 30cm.

Inclui dois artigos: "Metacomunidades de macroinvertebrados
aquáticos em áreas úmidas intermitentes de altitude do sul do Brasil" e
"Beta diversidade de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas de
altitude do sul do Brasil".

Tese (doutorado) -- Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Programa
de Pós-Graduação em Biologia, São Leopoldo, RS, 2015.

Orientadora: Profa. Dra. Cristina Stenert.

1. Biologia. 2. Macroinvertebrado - Biologia aquática. 3.
Macroinvertebrado - Zona úmida. 4. Metacomunidade. I. Título. II. Stenert,
Cristina.

CDU 573

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
Área de Concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre

A tese intitulada '*Metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes de altitude do sul do Brasil*', elaborada por Leandro Bieger, foi julgada adequada e aprovada por todos os membros da Banca Examinadora, para obtenção do título de DOUTOR EM BIOLOGIA, com área de concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre.

São Leopoldo, 27 de julho de 2015.

Membros da Banca Examinadora da Tese:



Profa. Dra. Carla Bender Kotzian - Universidade Federal de Santa Maria



Prof. Dr. Milton Norberto Strieder - Universidade Federal da Fronteira Sul



Profa. Dra. Ana Silvia Rolon - Universidade Federal do Rio Grande



Prof. Dr. Leonardo Maltchik Garcia - Universidade do Vale do Rio dos Sinos

Dedico esta pesquisa às
pessoas que nunca duvidaram de
minha capacidade e que sempre me
apoiaram em todos os sentidos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha orientadora e amiga professora Dra. Cristina Stenert, por todo o apoio e confiança creditados a mim. Sou muito grato a professora Cristina, pois durante todo o processo de amadurecimento deste trabalho ela me apoiou, intelectual e moralmente, apesar de todas as dificuldades que encontrei e, de certa forma, impus a ela durante esta longa e dura caminhada. A você Cristina, toda a minha gratidão, reconhecimento e agradecimento.

Ao professor Dr. Leonardo Maltchik por ter me acolhido no projeto e pelo apoio logístico que culminou no presente trabalho. A você toda a minha gratidão

Agradeço a minha amada família, meu pai Flávio, minha mãe Lucena e aos meus irmãos, Janine e Andrei, por todo amor, carinho, dedicação e por sempre estarem ao meu lado, acreditando no caminho profissional que escolhi, nos melhores e piores momentos. A vocês o meu eterno amor.

A minha amada esposa Gabriela e minha amada filha Catarina e meu amado filho Lucas, família que construí durante esta caminhada, por entenderem os momentos que tive que me ausentar, física e mentalmente de vocês. Vocês são o bem maior que eu posso ter. Palavras não podem explicar. Amo vocês.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Macroinvertebrados Aquáticos, Mateus Marques Pirez e Arthur Cardoso de Ávila, por todas as valiosas ajudas (que não foram poucas) e dúvidas resolvidas ao longo desta caminhada.

À ABG Engenharia e Meio Ambiente, por ter apostado no crescimento intelectual de seu colaborador, permitindo me ausentar de minhas funções durante estes quatro anos. Jamais esquecerei o apoio. Muito obrigado.

A Capes/Prosup pela concessão de bolsa de doutorado.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia da Universidade do Vale do Rio dos Sinos, por ter me acolhido.

A Deus, por todo o apoio espiritual e forças para a realização desta importante etapa em minha vida.

RESUMO

As áreas úmidas são ecossistemas prioritários para a conservação em vista de sua grande diversidade biológica, proporcionada por sua complexidade e heterogeneidade de habitats e suas inúmeras funções e valores, como sua intermitência. A procura pelos processos que estruturam as comunidades e os determinantes da biodiversidade está voltada para o papel de fatores ambientais locais e fatores espaciais regionais. Uma metacomunidade pode ser definida como um conjunto de comunidades locais ligadas entre si por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si. Outra maneira de compreender os fatores que determinam a diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais é investigando simultaneamente a beta diversidade e a relação entre diversidade local e regional. O objetivo geral deste estudo foi avaliar a influência de fatores locais e de fatores regionais na composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos bem como verificar como a diversidade beta varia entre diferentes escalas espaciais e entre diferentes tipos de habitat. Foram realizadas três coletas de macroinvertebrados aquáticos em 20 áreas úmidas de altitude do sul do Brasil. Os principais resultados obtidos foram: as amostragens resultaram em um total de 27.884 indivíduos distribuídos em 64 táxons; os fatores locais e regionais das áreas úmidas não explicaram a estrutura das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos, considerando todos os táxons ou os táxons classificados de acordo com o seu modo de dispersão (ativo e passivo); uma baixa contribuição do tipo do habitat no incremento de espécies ou da variação da diversidade na comunidade. A diversidade beta é maior entre as áreas úmidas (escala regional) do que entre habitats de uma mesma área úmida, independente do hidroperíodo, indicando assim forte influência de fatores regionais na composição de espécies. O desenvolvimento de estudos ecológicos que abordem a teoria de metacomunidades conciliada em como a diversidade de espécies varia entre diferentes escalas torna-se fundamental, considerando o aspecto prioritário da conservação da biodiversidade das áreas úmidas no Sul do Brasil.

Palavras-chave: Áreas úmidas intermitentes de altitude. Metacomunidade. Beta diversidade. Macroinvertebrados aquáticos.

ABSTRACT

Wetlands are priority ecosystems for conservation, because of its high biological diversity, provided by its complexity and heterogeneity of habitats and its numerous functions and values, such as intermittency. The search for the processes that shape its communities and for the determinants of its biodiversity is focused on the role of local environmental factors and regional spatial factors. A metacommunity may be defined as a set of local communities connected by the dispersion of species that potentially interact with each other. Another way to understand the factors that determine diversity of species at different spatial scales is investigating, simultaneously, the beta diversity and the relationship between local and regional diversity. The goal of this study was to analyze the influence of local factors and regional factors in the composition of aquatic macroinvertebrate communities, as well as verifying how the beta diversity varies between different spatial scales and between different types of habitat. Three collections of aquatic macroinvertebrates were performed in 20 high altitude wetlands in southern Brazil. The main results were: the samples showed a total of 27,884 individuals in 64 taxa; local and regional factors of wetlands did not explain the structure of aquatic macroinvertebrates metacommunities, considering all taxa or taxa classified according to the dispersal strategies (active and passive); a weak contribution of the habitats in the number of species or diversity variation in the community. The beta diversity is higher among wetlands (regional scale) than among habitats of the same wetland, regardless of their hydroperiod, thus indicating strong influence of regional factors in species composition. The development of ecological studies that address the metacommunity theory, conciliated with how the diversity of species varies between different spatial scales, is fundamental, considering the biodiversity conservation priority of wetlands in southern Brazil.

Key-words: High Altitude Intermittent Wetlands. Metacommunities. Beta diversity. Aquatic macroinvertebrates.

APRESENTAÇÃO GERAL

A tese foi gerada a partir de estudos da comunidade de macroinvertebrados bentônicos em áreas úmidas na região dos Campos de Cima da Serra, no município de Bom Jesus RS., e suas relações com as variáveis ambientais e espaciais.

Primeiramente apresenta-se uma introdução geral com quatro grandes tópicos: Áreas úmidas, macroinvertebrados aquáticos, metacomunidades e beta diversidade, destacando aspectos conceituais e ecológicos relevantes bem como apresentando estudos e ideias desenvolvidas sobre estes assuntos nos últimos anos. Posteriormente, são descritos os objetivos e hipóteses gerais desta tese. Por abordar tópicos distintos, este trabalho está dividido em dois capítulos. O capítulo 1, intitulado “Metacomunidades de Macroinvertebrados Aquáticos em Áreas Úmidas Intermitentes de Altitude do Sul do Brasil” tem por objetivo geral analisar a influência de fatores locais, tais como, hidroperíodo e variáveis físicas e químicas da água (temperatura, condutividade, pH, nitrato e fósforo, oxigênio dissolvido, turbidez e salinidade), e de fatores regionais (área, isolamento, disponibilidade de habitats) na riqueza e composição de macroinvertebrados aquáticos. Já o capítulo 2, intitulado “Beta Diversidade de Macroinvertebrados Aquáticos em Áreas Úmidas Intermitentes de Altitude do Sul do Brasil” tem por objetivo geral verificar como a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos varia entre as diferentes escalas espaciais (dentro e entre as áreas úmidas) e entre diferentes tipos de habitats em áreas úmidas intermitentes de altitude do sul do Brasil.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
1.1 Objetivos	18
1.1.1 Objetivo Geral	18
1.1.2 Objetivos Específicos	18
1.2 Hipóteses	19
2. CAPÍTULO 1	
METACOMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS INTERMITENTES DE ALTITUDE DO SUL DO BRASIL.....	20
3. CAPÍTULO 2	
BETA DIVERSIDADE DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS DE ALTITUDE DO SUL DO BRASIL	48
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	78
ANEXOS	79
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	81

1. INTRODUÇÃO

Áreas úmidas

As áreas úmidas foram internacionalmente definidas pela Convenção de Ramsar em 1971 como sendo extensões de brejos, pântanos e turfeiras ou superfícies cobertas de água (natural ou artificial), permanentes ou temporárias, cuja profundidade não exceda seis metros. As áreas úmidas fornecem serviços como armazenamento de água, recarga de águas subterrâneas, retenção de sedimentos, purificação da água, regulação de microclima, recreação e turismo, armazenamento de carbono orgânico, agricultura, pesca e água para dessedentação humana e animal entre outros serviços (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005).

Além destes serviços, as áreas úmidas contribuem significativamente para a biodiversidade, pois apresentam grande riqueza de espécies, incluindo aves, mamíferos, répteis, anfíbios, peixes e invertebrados, além de uma gama de plantas aquáticas. (GETZNER, 2002; GOPAL *et al.*, 2000). Devido à alta produtividade das áreas úmidas, elas podem ser consideradas como centros de especiação, como evidenciado pelas muitas espécies endêmicas encontradas nesses ecossistemas, tanto de vertebrados como de invertebrados (ERWIN & ADIS, 1982; ADIS, 1997; JUNK, 2000; GIBBS, 2000; WITTMANN *et al.*, 2013).

Outra característica das áreas úmidas é o seu hidroperíodo. O hidroperíodo é caracterizado pela presença de água em uma área úmida por um determinado período de tempo. Áreas úmidas intermitentes são caracterizadas por se manterem com água por pelo menos quatro meses ao ano, e reúnem atributos importantes para a sua conservação, tais como alta biodiversidade e produtividade (WILLIAMS, 2006; CORREA-ARANEDA *et al.*, 2014). A variação nos hidroperíodo, sejam elas por causas naturais ou por ações antrópicas, determina características físicas e químicas da água (e.g. pH, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido) (NICOLET *et al.*, 2004; TAVERNINI, 2008). Características como a frequência, a duração e a previsibilidade do hidroperíodo estruturam as comunidades biológicas das áreas úmidas intermitentes (VANSCHOENWINKEL *et al.*, 2009). A presença de água superficial por períodos mais longos possibilita que um maior número de táxons complete seus ciclos de vida e mantenha suas populações viáveis (SPENCER & BLAUSTEINET, 2009). Apesar da importância das áreas úmidas para a

biodiversidade, os ecossistemas aquáticos estão entre os mais ameaçados tipos de habitats no mundo. A contínua perda e degradação de áreas úmidas no mundo inteiro, causadas por poluição, excesso de extração de água, desenvolvimento e drenagem, acarretam o desaparecimento de funções e processos ecológicos (DARWAL, 2008).

O Estado do Rio Grande do Sul apresenta um total de 3.441 áreas úmidas e aproximadamente 72% dessas áreas são menores que 1 km² e de regime hídrico intermitente (MALTCHIK, 2003). A paisagem da região dos Campos de Altitude é composta por mosaicos de campos entremeados por florestas onde, nos trechos de campo observa-se ainda a formação de áreas alagadas e turfeiras e são caracterizadas como ambientes submetidos a frequentes inundações (RAMSAR, 2012) e funcionam como uma interface entre o sistema terrestre e o aquático, sendo caracterizadas como zonas de transição ou ecótonos (DODDS & WHILES, 1958). Nesses ecossistemas foi encontrada uma alta riqueza específica, um número elevado de endemismos e a citação de espécies novas (MMA, 2008). A descoberta recente de novas espécies de peixes e crustáceos (BOND-BUCKUP *et al.*, 2006) em ecossistemas aquáticos inseridos na região dos campos de altitude do Rio Grande do Sul vem corroborar a importância de se manter tais áreas, uma vez que ainda há organismos desconhecidos pela ciência nestes locais. Portanto, a conservação dos Campos de Cima da Serra e de seus ecossistemas aquáticos associados representa a proteção de diferentes espécies da fauna e da flora. Além disso, a manutenção de áreas naturais bem preservadas é essencial para manter a qualidade dos mananciais hídricos (PILLAR *et al.*, 2009).

Macroinvertebrados aquáticos

Os macroinvertebrados aquáticos reúnem indivíduos de diversos grupos taxonômicos como platelmintos, anelídeos, moluscos, crustáceos e principalmente insetos (CALLISTO & MORENO, 2008; BAPTISTA, 2008). Estes organismos habitam o sedimento, a coluna d'água, as raízes de plantas aquáticas, pedras, galhos e folhas em ecossistemas aquáticos de água doce, salobra e marinha durante todo ou parte do seu ciclo de vida (APHA, 1989; ESTEVES, 1998). O grupo vem sendo amplamente estudado no Brasil e no mundo, e este interesse, em parte,

se deve ao papel relevante que os macroinvertebrados desempenham no funcionamento dos ecossistemas aquáticos (ROQUE *et al.*, 2003).

Os macroinvertebrados aquáticos possuem um importante papel no funcionamento das áreas úmidas. Particularmente, os macroinvertebrados fornecem uma importante ligação entre a produção primária e os consumidores secundários, possuindo um importante papel na ciclagem de nutrientes e facilitando a decomposição de matéria orgânica, consumindo e quebrando tecidos animais e vegetais (WISSINGER, 1999). Além disso, a comunidade de macroinvertebrados aquáticos é amplamente utilizada em programas de biomonitoramento da qualidade de água, devido a seu hábito sedentário e ciclos de vida relativamente curtos que permitem que eles reflitam rapidamente as modificações ambientais na estrutura das suas populações e comunidades (RESH *et al.*, 1996).

Vários fatores são importantes na dinâmica e estrutura da comunidade de macroinvertebrados aquáticos. Estes fatores incluem fatores locais relacionados com características físicas e químicas da água (velocidade da corrente, pH, temperatura, oxigênio e etc), componentes biológicos (competição e reprodução), tipos de substratos (rochas, seixos, madeira, vegetação e etc), sedimento (orgânico, arenoso, argiloso e etc), complexidade de habitat (preservação da mata ciliar, qualidade do solo, uso da terra e etc), fluxo de energia (quantidade e qualidade de matéria orgânica, produção primária e secundária) e clima (WARD, 1992; ESTEVES, 1998; TARR *et al.*, 2005; STUDINSKI & GRUBBS, 2007; BATZER *et al.*, 2004; HEINO, 2000; HALL *et al.*, 2004).

Em áreas úmidas, a riqueza de macroinvertebrados está positivamente relacionada com a estrutura complexa de habitats fornecida por diferentes espécies de macrófitas (emergentes, flutuantes, submersas) (STENERT *et al.*, 2008; THOMAS, 2008). As espécies de macrófitas aquáticas, por possuírem uma complexidade estrutural de folhas e raízes espécie-específica, abrigam diferentes níveis de diversidade de macroinvertebrados aquáticos (CRONIN *et al.*, 2006). As macrófitas aquáticas aumentam a complexidade do hábitat e servem como alimento ou abrigo para muitos insetos aquáticos tais como, larvas de Diptera, Trichoptera, Ephemeroptera e Odonata (JUNK 1973; CHERUVELIET *al.* 2000; CRONIN *et al.*, 2006;). Enquanto a distribuição de organismos aquáticos em ecossistemas delimitados como lagos permite inferir sobre os processos que ocorrem em uma escala abrangente em nível ecossistêmico, os gradientes ambientais, como

variações de condutividade, salinidade, turbidez, entre outros, permitem analisar a influência de fatores locais sobre a comunidade (BOHONAK & JENKINS 2003).

Os macroinvertebrados possuem diferentes habilidades segundo o seu modo de dispersão. Bilton & Freeland (2001), Van De Meutter (2007) e Heino (2013), em estudos envolvendo a capacidade de dispersão destes organismos, classificaram os mesmos em quatro grandes grupos. O primeiro grupo compreende os dispersores passivos fracos com adultos aquáticos (i.e., Oligochaeta, Hirudinea, Gastropoda, Bivalvia, Aranae, Crustacea), um segundo grupo com dispersores ativos fracos com adultos alados (em geral dípteros das famílias Ceratopoginidae e Chironomidae), um terceiro grupo representado por dispersores ativos intermediários com adultos alados (i.e., Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Magaloptera, Diptera) e um quarto grupo com dispersores ativos fortes com adultos alados (i.e., Odonata e Heteroptera). Embora não seja provável que exista uma grande variação entre espécies, estes grupos devem, em média, diferir na capacidade de dispersão (distância) bem como na direção e capacidade de localizar ambientes adequados para ocupação/colonização (HEINO, 2013).

Por exemplo, membros do primeiro grupo (dispersores passivos fracos) não conseguem dispersar ativamente sobre a paisagem e, portanto, não podem localizar ativamente ambientes adequados para colonização. Já os membros do segundo grupo (dispersores ativos fracos) conseguem dispersar por distâncias mais longas com auxílio do vento; os indivíduos do terceiro grupo (dispersores ativos intermediários) são capazes de voar ativamente algumas distâncias e podem localizar áreas adequadas e os membros do quarto grupo (dispersores ativos fortes) conseguem voar grandes distâncias e podem selecionar ativamente os ecossistemas mais favoráveis para o seu estabelecimento e sobrevivência (RESETARITS & BINCKLEY, 2009).

No Sul do Brasil, Stenert *et al.*, (2004) analisaram a diversidade e estrutura da comunidade de macroinvertebrados em 146 áreas úmidas, e observaram um total de 84 famílias distribuídas em quatro filos (Arthropoda, Mollusca, Annelida e Platyhelminthes) e 11 classes. Além disso, esse estudo identificou o tamanho da área úmida e o hidroperíodo como sendo os fatores ambientais que mais influenciaram a riqueza e composição de macroinvertebrados nesses ecossistemas (STENERT & MALTCHIK, 2007). Stenert *et al.* (2008) também avaliaram a importância da diversidade de habitats para a comunidade de macroinvertebrados e

constatarem que a riqueza de macroinvertebrados em áreas úmidas da Planície Costeira do Rio Grande do Sul estava diretamente relacionada a essa variável ambiental. Entretanto, em lagoas intermitentes de altitude localizadas em um importante bioma brasileiro (Mata Atlântica), os fatores ambientais responsáveis pela estrutura das comunidades de macroinvertebrados são desconhecidos.

Ecologia de Metacomunidades

As comunidades biológicas são bons exemplos de sistemas complexos. Elas compreendem um grande número de entidades que interagem em muitas escalas de observações, e sua dinâmica geralmente não é linear, levando ecólogos a pensar que a maioria das comunidades são imprevisíveis ou até mesmo aleatórias (NEKOLA & BROWN, 2007). Geralmente não é possível prever com exatidão a trajetória do desenvolvimento de uma comunidade biológica ou a dinâmica de suas populações (MAURER, 1999), porém ainda é possível prever algumas de suas propriedades como, por exemplo, espécies que são amplamente distribuídas na escala regional sejam as mais abundantes na escala local (HEINO, 2003). Isso indica a existência de processos ecológicos gerais que afetam, pelo menos em algum grau, a estrutura e dinâmica das comunidades (MCGILL *et al.*, 2006).

O reconhecimento da estrutura espacial na investigação dos padrões de distribuição, abundância e interações de espécies estabelece as conexões entre os habitats locais e a biogeografia regional para reconstruir a história da biodiversidade entre regiões (RICKLEFS & SCHULTER, 1993). Tanto as variáveis ambientais que moldam as assembleias biológicas, quanto os fatores relacionados à história de vida, podem diferir em uma gama variada de escalas ao longo do espaço geográfico (PERES-NETO & LEGENDRE 2010; DECLERCK *et al.*, 2011). Variações acerca da capacidade de dispersão dos organismos, condições dos habitats locais e da dinâmica interna das comunidades podem influenciar na troca de táxons entre comunidades vizinhas e resultar em variações na composição local de espécies, determinando a diversidade beta na escala regional da paisagem (LEIBOLD & NORBERG, 2004; LEGENDRE, 2008; ANDERSON *et al.*, 2011).

A ecologia de comunidades vem experimentando o surgimento e desenvolvimento de uma nova abordagem que define como os processos locais e regionais podem interagir para estruturar espacialmente grupos de comunidades em

uma região (LEIBOLD *et al.*, 2004; HOLYOAK *et al.*, 2005). Processos locais referem-se as interações entre as espécies em pequenas escalas como competição e predação, que geralmente, junto com as condições e recursos ambientais controlam o número de espécies coexistentes em um local (CHASE & LEIBOLD, 2003). Por outro lado, processos regionais incluem a dispersão de organismos entre comunidades locais, a entrada de novas espécies do conjunto regional, especiação e extinção (RICKLEFS, 1987). Este conjunto de comunidades conectadas pela dispersão de suas espécies em uma paisagem tem sido atualmente denominado como metacomunidade (LEIBOLD *et al.*, 2004).

Esta visão permite ampliar a escala geográfica de interesse, adicionando a estrutura espacial da paisagem, na qual as propriedades de um local dependem em grande parte dos processos externos a este, como no caso das migrações de indivíduos. A migração de múltiplas espécies entre habitats locais conecta comunidades vizinhas ao longo de uma paisagem, ocasionando variações na estrutura da metacomunidade estabelecida na região (LEIBOLD *et al.*, 2004). No contexto regional da paisagem, a colonização de novos habitats é proporcionada pelo conjunto regional de espécies que mantém as populações locais através da dispersão de indivíduos aptos para tal. Já a permanência e a perpetuação dos organismos, das populações e das comunidades dependem das condições ambientais locais e das interações com as espécies preestabelecidas (RICKLEFS & SCHULTER, 1993).

Tais fatores são importantes para a formulação de diferentes modelos que definem a estrutura das metacomunidades (DECLERCK *et al.*, 2011). A união dos padrões de distribuição da comunidade com os modelos de estruturação da metacomunidade pode ser obtida por meio da partição da variação em componentes ambientais e espaciais (COTTENIE, 2005; DINIZ-FILHO *et al.*, 2012). A incorporação do espaço como preditor ou como covariável em modelos estatísticos é usada para evitar uma superestimação da importância dos fatores ambientais como condutores ecológicos (BORCARD & LEGENDRE, 2002; GRIFFITH & PERES-NETO, 2006; PERES-NETO & LEGENDRE, 2010), bem como para o entendimento das correlações espaciais na estruturação das comunidades (BORCARD *et al.*, 1992; LEGENDRE *et al.*, 2005; PERES-NETO *et al.*, 2006). Esse procedimento permite, mesmo que indiretamente, quantificar o papel da dispersão em moldar os padrões de diversidade beta em uma dada região (LEGENDRE *et al.*,

2005; DRAY *et al.*, 2006; LANDEIRO *et al.*, 2012; ROJAS-AHUMADA *et al.*, 2012; GIANUCA *et al.*, 2013).

Modelos capazes de representar a organização das comunidades no espaço buscam integrar a heterogeneidade ambiental, o nicho ecológico e os processos de dispersão sob diferentes perspectivas de dinâmica das metacomunidades (LEIBOLD *et al.*, 2004; COTTENIE, 2005). Os modelos de metacomunidades propostos preveem que diferentes espécies poderão ter suas populações reguladas por diferentes tipos de dinâmicas espaciais, bem como pela interação dessas. A perspectiva da Seleção de Espécies (SE) assume que a dispersão é suficiente e se dá ao longo de uma paisagem heterogênea, que filtra as espécies aptas a ocuparem o nicho disponível. Sob a ótica do Efeito de Massa (EM), o papel da elevada dispersão pode driblar os efeitos impostos pelas condições locais e interações de espécies, permitindo assim a (re)estruturação das metacomunidades. A Dinâmica de Manchas (DM) rege que a dispersão entre as múltiplas manchas de habitats é baixa, de forma que o sucesso de colonização de novas manchas depende do balanço entre habilidades competitivas e de dispersão de espécies. Já no tocante ao Modelo Neutro (MN), assume-se a equivalência ecológica em comunidades com limites à dispersão, de forma que independente das condições ambientais, eventos estocásticos e randômicos podem ocasionar variações na composição das comunidades ao longo da paisagem. Como estes modelos não são mutuamente exclusivos, diferentes dinâmicas podem atuar conjuntamente na estruturação das metacomunidades (LOGUE *et al.*, 2011; WINEGARDNER *et al.*, 2012). Neste contexto, as comunidades podem ser vistas como Neutras em um determinado momento, sendo a seleção de espécies ora influenciado pelos limites de dispersão ora pela ausência deles.

As comunidades de macroinvertebrados aquáticos são estruturadas por processos predominantes em múltiplas escalas espaciais (MINSHALL, 1988; POFF, 1997; HEINO *et al.*, 2003; LIGEIRO *et al.*, 2010). Ao contrário de córregos e rios, acredita-se que os ecossistemas lênticos são isolados e em grande parte dissociados da paisagem circundante (DODDS, 2002). Johnson & Goedkoop (2002), Johnson *et al.*, (2004), e Stendera & Johnson (2005) analisaram a importância da escala espacial sobre a diversidade local e regional da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em ecossistemas lênticos. Mais recentemente, pesquisadores têm reconhecido uma padronização espacial entre ecossistemas

lênticos em escalas maiores (SOKOL *et al.* 2014; PROVETE *et al.*, 2014; DECLERK *et al.*, 2011).

Cottenie (2005) usou a técnica estatística (análise de redundância e partição da variância) para decompor a variação em 173 conjuntos de dados em componentes ambientais e espaciais, assumindo que este tipo de abordagem estatística poderia caracterizar efetivamente sistemas naturais nos quatro tipos de metacomunidades propostos. Ele encontrou que 73% das metacomunidades analisadas tinham um componente ambiental significativo explicando a variação na decomposição de espécies. Outros autores mostraram que algumas metacomunidades em lagoas tropicais não podem ser associadas a nenhum tipo de modelo (NABOUT *et al.*, 2009).

No entanto, as perspectivas das metacomunidades não são mutuamente exclusivas, e as comunidades podem ser de fato, organizadas por uma combinação de processos (incluindo os neutros). Nesse sentido, a visão recente de metacomunidades enfatiza a manutenção das quatro perspectivas permitindo avaliar a importância relativa de cada uma delas nos processos locais e regionais (GRAVEL *et al.*, 2006; LOGUE *et al.*, 2011). Na realidade, esses paradigmas representam processos que podem agir simultaneamente em algumas comunidades e não podem ser vistos como independentes entre si, mas sim ao longo de um contínuo (LEIBOLD & MCPEEK, 2006).

Betadiversidade Beta (β)

A diversidade de espécies pode ser descrita em três componentes: diversidade de espécies local (diversidade α), variação na composição de espécies entre localidades (diversidade β) e a riqueza regional (diversidade γ) (WHITTAKER, 1960). No contexto de áreas úmidas, podemos definir o termo “regional” como retratando um conjunto de “locais” de nível espacial reduzido, estes representando porções de microhabitats até áreas úmidas distintas.

A riqueza taxonômica é a forma mais comumente utilizada como medida da diversidade em um dado local (diversidade alfa) (GOTELLI & COWELL, 2001), e tem sido empregada como base de inúmeros modelos ecológicos (MCARTHUR & WILSON, 1967; LANDE, 1996; HUBBEL, 2001; ARITA & VAZQUEZ-DOMINGUEZ, 2008). Originalmente, os métodos de análise da diversidade consideravam a forma

multiplicativa primitiva (gama = alfa x beta) concebida por Whittaker (1960), passando pela partição aditiva (gama = alfa +beta) (LANDE, 1996; VEECH *et al.*, 2002).

Durante muito tempo foram desenvolvidos estudos ecológicos focando os fatores ambientais determinantes da diversidade alfa (α), explicando as razões nas quais mais ou menos espécies coexistiam em um determinado local (MELO *et al.*, 2007). Recentemente e concomitante com o surgimento de novos métodos analíticos, a diversidade beta (β) tem sido o foco dos ecólogos que visam entender porque as comunidades ecológicas são mais ou menos diversas (VELLEND, 2010). Variáveis bióticas e abióticas, em diferentes escalas espaciais, são consideradas como determinantes da diversidade beta (β) (BEISNER *et al.*, 2006; DE BIE *et al.*, 2012; VERREYDT *et al.*, 2012).

Na ecologia de metacomunidades, a diversidade beta (β), que é a variação na composição de espécies entre áreas em uma determinada área geográfica (LEGENDRE *et al.*, 2005; TUOMISTO, 2010; ANDERSON *et al.*, 2011) é um conceito chave para entender o funcionamento de ecossistemas do ponto de vista da conservação (FLORENCIO, 2014). Em áreas úmidas, a heterogeneidade ambiental tem se revelado crucial para suportar uma grande biodiversidade (URBAN, 2004; JEFFRIES, 2005) e também em indicar modelos de biodiversidade aninhada, na qual locais com poucas espécies se caracterizam como subconjuntos de locais com uma riqueza maior de espécies, particularmente em ecossistemas prioritários para a conservação (HYLANDER *et al.*, 2005; FLORENCIO *et al.*, 2011).

Diversos fatores são considerados importantes para explicar a diversidade beta (β). Um destes é a “hipótese da heterogeneidade do ambiente” (SIMPSON 1949; MACARTHUR & WILSON 1967), a qual sugere que condições ambientais mais heterogêneas fornecem mais nichos e diversas formas de explorar os recursos, estas duas condições em conjunto levariam ao aumento da diversidade (TEWS *et al.*, 2004). Ecossistemas heterogêneos proporcionam a coexistência de espécies devido ao fato de que o processo de substituição das espécies competidoras inferiores pelas superiores não se completa, pois diferentes manchas de habitat oferecem diferentes condições de crescimento (WILLIAMS, 1964). Desta forma, espera-se que uma área com maior heterogeneidade ambiental tenha maior variação na composição das espécies que constituem seus diferentes habitats (TAMME *et al.*, 2010; HEINO 2012; HEINO *et al.*, 2015).

Em áreas úmidas intermitentes, a heterogeneidade ambiental varia ao longo do tempo, isso ocorre essencialmente em função da variação do nível da coluna de água. Nestes ecossistemas, a heterogeneidade ambiental diminui em períodos de cheia e aumenta em períodos de seca (THOMAZ *et al.*, 2007). Dessa forma, áreas úmidas intermitentes são ecossistemas modelo para explicar a variação temporal da diversidade beta (β) em função de preditores ambientais, como a heterogeneidade ambiental (RICOTTA & BURRASCANO, 2008). Vários estudos utilizam avaliam a diversidade beta para explicar os modelos de diversidade em escalas locais e regionais em diferentes grupos taxonômicos como aves (CORBELLI *et al.*, 2015), mamíferos (CACERES *et al.*, 2014), plantas (GUO *at al.*, 2015), peixes (WEZEL *et al.*, 2014) e macroinvertebrados aquáticos (ASTORGA *et al.*, 2014; GOTHE *et al.*, 2014). No Brasil, podemos citar recentes estudos com plantas (ANDRADE *et al.*, 2015), zooplâncton (BOZELLI *et al.*, 2015), anfíbios (BOTH *et al.*, 2015), macrófitas (FERREIRA *et al.*, 2015) e macroinvertebrados aquáticos (SANTANA *et al.*, 2015).

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo Geral

O objetivo geral deste trabalho foi avaliar a influencia de fatores locais e de fatores regionais na composição de macroinvertebrados aquáticos, bem como verificar como a diversidade beta varia entre diferentes escalas espaciais e entre diferentes tipos de habitats em áreas úmidas de altitude do sul do Brasil.

1.1.2 Objetivos Específicos

- a) Conhecer a diversidade e composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes de altitude no sul do Brasil;
- b) Verificar a importância de fatores locais e regionais na composição de macroinvertebrados aquáticos conforme o seu modo de dispersão;
- c) Verificar como a importância de fatores locais e regionais se altera ao longo do tempo;

- d) Verificar quais as dinâmicas de metacomunidades estão estruturando as metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos;
- e) Verificar a variação da diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas com diferentes tipos de hidroperíodo;
- f) Verificar a variação da diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas com diferentes tipos de habitats.

1.2 Hipóteses

- a) A importância dos fatores locais e regionais será diferente entre as comunidades de macroinvertebrados conforme o seu modo de dispersão (ativo ou passivo), uma vez que macroinvertebrados ativos e passivos respondem de forma diferente às condições ambientais;
- b) As comunidades de macroinvertebrados representadas por gêneros com dispersão passiva são caracterizadas principalmente pelas dinâmicas de seleção de espécies e dinâmica de manchas e aquelas representadas por gêneros com dispersão ativa estão estruturadas principalmente pelo modelo de efeito de massa (não implicando a ausência de outros processos);
- c) A importância dos fatores locais e regionais se altera ao longo do tempo nas áreas úmidas intermitentes em função de sua dinâmica hidrológica.
- d) A diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos será diferente entre as escalas espaciais de estudo em áreas úmidas com diferentes hidroperíodos
- e) A diversidade beta irá variar entre os diferentes tipos de habitats nas áreas úmidas.

2. CAPÍTULO 1

METACOMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS INTERMITENTES DE ALTITUDE DO SUL DO BRASIL

Resumo

Uma metacomunidade pode ser definida como um conjunto de comunidades locais ligadas entre si por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si. A abordagem de metacomunidades possui o potencial de identificar a influência de fatores locais (diferenciação de nicho e interação entre espécies) e fatores regionais (capacidade de dispersão) na estruturação das comunidades. O objetivo deste estudo foi analisar a influência de fatores locais (variáveis físicas e químicas da água) e de fatores regionais (distância entre as áreas úmidas) na composição e modo de dispersão de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas de altitude. Os fatores locais e regionais das áreas úmidas não explicaram a estrutura das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos, considerando todos os táxons ou os táxons classificados de acordo com o seu modo de dispersão (ativo e passivo). O paradigma do modelo nulo dita que especiação randômica, extinção, migração e imigração determinam a estrutura da comunidade, porém, pode-se esperar a influência de mais de um paradigma agindo na estrutura das comunidades biológicas. Neste sentido, o estudo de metacomunidades no Brasil torna-se fundamental para a conservação da biodiversidade das áreas úmidas.

Palavras chave: Áreas úmidas intermitentes de altitude. Metacomunidades. Macroinvertebrados. Fatores locais. Fatores regionais. Dispersão.

AQUATIC MACROINVERTEBRATES METACOMMUNITIES IN HIGH ALTITUDE INTERMITTENT WETLANDS IN SOUTHERN BRAZIL

Abstract

A metacommunity may be defined as a set of local communities connected by species dispersion who potentially interact with each other. The metacommunities approach has the potential to identify the influence of local factors (niche differentiation and interaction between species) and regional factors (dispersion capacity) in structuring communities. The goal of this study was to analyze the influence of local factors (physical and chemical parameters of the water) and regional factors (distance between wetlands) in the composition and dispersion mode of aquatic macroinvertebrates in high altitude wetlands. The local and regional factors of the wetlands did not explain the structure of the of the aquatic macroinvertebrates metacommunities, considering all taxa or classified taxa according to their dispersion mode (active and passive). The paradigm of the null model dictates that random speciation, extinction, migration and immigration determine the community structure. However, the influence of more than one paradigm acting in the community structure is expected. In this sense, the study of metacommunities in Brazil is essential for the conservation of biodiversity in wetland systems.

Keywords: High Altitude Intermittent Wetlands, metacommunities, macroinvertebrates, local factor, regional factor, dispersal.

Introdução

Padrões ecológicos relacionados à estrutura de comunidades (composição, riqueza e abundância relativa de espécies) podem ser explicados por diferentes variáveis ambientais que variam conforme a escala espacial (RICKLEFS, 1987). Atualmente, muitos estudos têm abordado a importância dos fatores regionais e locais na distribuição das comunidades aquáticas (JOHNSON & GOEDKOP, 2002; HEINO *et al.*, 2003; STENDERA & JOHNSON, 2005; ROBSON *et al.*, 2005). Enquanto os fatores locais estão relacionados à diferenciação de nicho e às interações entre espécies, tais como, predação e competição, os fatores regionais estão associados à capacidade de dispersão de indivíduos entre comunidades locais (RICKLEFS, 1987). Essas interações entre comunidades locais é denominado de metacomunidades em ecologia, ou seja, metacomunidades corresponde a um conjunto de comunidades locais ligadas entre si por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si (LEIBOLD *et al.*, 2004). Uma vez que a dispersão é um dos principais aspectos que definem metacomunidades (LEIBOLD & MILLER, 2004), traços biológicos que tenham forte relação com a dispersão de forma direta (modo de dispersão) ou indireta (tamanho do habitat, conectividade da paisagem) são fatores importantes para caracterizar metacomunidades localmente ou regionalmente determinadas (COTTENIE, 2005).

Metacomunidades podem ser vistas sob quatro perspectivas ou paradigmas teóricos, que diferem quanto à importância relativa dos fatores locais e regionais sobre a sua estrutura. As quatro perspectivas são: I) *"patch-dynamic"*, baseado no modelo que assume que manchas de habitats são idênticas (ocupadas ou não) e capazes de conter populações de espécies diferentes. Esta perspectiva é baseada no modelo de *"trade-off"* entre competição e colonização e assume que a diversidade de espécies locais é limitada pela dispersão, e a dinâmica espacial é determinada pela extinção e colonização local; II) *"species-sorting"*, baseado no modelo que assume que os habitats locais são vistos como heterogêneos e as interações entre espécies dependem de fatores abióticos; III) *"mass effects"*, baseado no modelo que considera a dispersão como fator determinante na dinâmica local da metacomunidade, proporcionando uma forte estrutura espacial; e IV) *"neutral paradigm"*, baseado no modelo que assume que todas as espécies

apresentam habilidades de competição, movimento e fitness similares, e a diversidade de espécies é determinada pelo equilíbrio entre perda (extinção e emigração) e ganho (especiação e imigração) de espécies (LEIBOLD *et al.*, 2004).

No entanto, como as perspectivas das metacomunidades não são mutuamente exclusivas, e as comunidades são organizadas por uma combinação de processos (incluindo os neutros). Nesse sentido, a visão recente de metacomunidades enfatiza a manutenção das quatro perspectivas permitindo avaliar a importância relativa de cada uma delas nos processos locais e regionais (GRAVEL *et al.*, 2006; LOGUE *et al.*, 2011). Esses paradigmas representam processos que podem agir simultaneamente em algumas comunidades e não podem ser vistos como independentes entre si, mas sim ao longo de um contínuo (LEIBOLD & MCPEEK, 2006). Enquanto um extremo desse contínuo estaria representado pela limitação na dispersão e por outros processos espaciais (modelo neutro), o outro extremo estaria representado pelas respostas das espécies aos fatores ambientais locais (LEIBOLD & MCPEEK, 2006). Infelizmente, poucos estudos têm abordado a perspectiva de metacomunidades para determinar o papel relativo de fatores locais (ambientais) e regionais (espaciais) para a compreensão e organização funcional das comunidades biológicas (SOKOL *et al.*, 2011).

A comunidade de macroinvertebrados aquáticos de áreas úmidas é muito interessante para estudos de metacomunidades uma vez que é representada por espécies de dispersão ativa (insetos) e passiva (crustáceos, anelídeos, moluscos) (BILTON *et al.*, 2001). Van De Meutter *et al.* (2007) verificaram que a estrutura espacial de metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas da Bélgica é influenciada pelo modo de dispersão das espécies. Enquanto os dispersores passivos apresentaram uma estrutura mais relacionada ao modelo *mass effects*, os dispersores ativos não apresentaram um padrão espacial consistente, provavelmente pelo modo de dispersão ativa que possibilitou uma maior similaridade na composição desse grupo entre as áreas úmidas (VAN DE MEUTTER *et al.* 2007).

Em recente estudo realizado em áreas úmidas no sul do Brasil, Moraes *et al.* (2014) demonstraram que macroinvertebrados com dispersão ativa (insetos aquáticos) tiveram uma menor influência da matriz espacial (isolamento) e ambiental (complexidade de habitats). A riqueza, densidade e composição da comunidade de macroinvertebrados foram determinadas principalmente pelo hidroperíodo das áreas úmidas avaliadas (MORAES *et al.* 2014).

Em escala regional, a teoria de metacomunidades é uma importante ferramenta para a conservação da biodiversidade, pois procura entender a complexidade ambiental e o seu papel na estruturação e manutenção dessa biodiversidade. Essa abordagem, por exemplo, permite identificar espécies de uma comunidade que respondem melhor aos fatores locais e aquelas que seriam mais influenciadas por processos espaciais, podendo essa informação ser utilizada como critério de escolha de táxons indicadores em programas de biomonitoramento e conservação (SIQUEIRA *et al.*, 2012).

Os principais estudos envolvendo os paradigmas de metacomunidades em ecossistemas aquáticos foram realizados no continente europeu e América do Norte. Os principais grupos avaliados foram o zooplâncton (COTTENIE *et al.*, 2003; LOUETTE & DE MEESTER, 2005), peixes (MUNEEPEERAKUL *et al.*, 2008), bactérias (LOGUE & LINDSTROM, 2010), e macroinvertebrados (HEINO *et al.*, 2009; SOKOL *et al.*, 2014; FLORENCIO, 2014). No Brasil, os recentes estudos realizados com essa abordagem envolveram a comunidade de anfíbios (PROVETE *et al.*, 2015; PRADO *et al.*, 2014), algas (BRANCO *et al.*, 2014), aranhas (BALDISSERA *et al.*, 2013), peixes (DE MACEDO-SOARES, 2010) e macroinvertebrados (MORAES *et al.*, 2015; SIQUEIRA *et al.*, 2012; PADIAL *et al.*, 2014; BAPTISTA *et al.*, 2014). Porém, nenhum estudo foi realizado em áreas úmidas de altitude.

O objetivo deste trabalho foi analisar a influência de fatores locais (variáveis físicas e químicas da água) e de fatores regionais (distância geográfica entre as áreas úmidas) na composição e modo de dispersão de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas de altitude sob uma perspectiva de metacomunidade. Nossas hipóteses são de que: 1) a importância dos fatores locais e regionais é diferente entre as comunidades de macroinvertebrados conforme o seu modo de dispersão (ativo ou passivo), uma vez que macroinvertebrados ativos e passivos respondem de forma diferente às condições ambientais, 2) as comunidades de macroinvertebrados representadas por gêneros com dispersão passiva são caracterizadas principalmente pelas dinâmicas de *species-sorting* e *patch-dynamic* e aquelas representadas por gêneros com dispersão ativa estão estruturadas principalmente pelo modelo de *mass effects* (não implicando a ausência de outros processos) e, 3) a importância dos fatores locais e regionais se altera ao longo do tempo nas áreas úmidas intermitentes em função de sua dinâmica hidrológica.

Área de estudo

O bioma Mata Atlântica no sul do Brasil apresenta formações campestres denominadas Campos de Altitude do Planalto das Araucárias ou Campos de Cima da Serra. Estas áreas predominam em zonas de maior altitude, com cotas superiores a 800 m. Nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina estes campos ocupam 1.374.000 hectares, correspondendo a cerca de 7,9 % dos 10,8 milhões de hectares de todos os campos destes Estados (BOLDRINI, 2002).

A paisagem da região dos Campos de Altitude é composta por mosaicos de campos entremeados por florestas, com formações de áreas alagadas intermitentes, geralmente pertencentes à classe das turfeiras, submetidos a frequentes inundações (RAMSAR, 2012). Esses sistemas funcionam como uma interface entre o sistema terrestre e o aquático, sendo caracterizadas como zonas de transição ou ecótonos (DODDS & WHILES, 1958).

O município de Bom Jesus localiza-se no Nordeste do Estado do Rio Grande do Sul na latitude 28°40'04" sul e longitude 50°25'00" oeste, estando a uma altitude de 1.046 metros nos Campos de Cima da Serra. Possui uma área de 2.633,8 km² e sua população estimada em 2011 era de 11.809 habitantes. Suas principais atividades econômicas estão concentradas na pecuária e na agricultura (IBGE, 2013). A temperatura média anual é 16,3°C, e as temperaturas médias mensais variam entre 11,9 e 20,1°C. Durante o inverno, as temperaturas mínimas podem atingir valores negativos (mínima histórica de -8°C), A ocorrência média anual de geadas é de 22 dias, variando entre 21 e 27 dias. A precipitação média anual é de 1.826 mm, variando entre 2.139 e 1.714 mm e as médias mensais variam entre 112 e 180 mm (IBGE, 2014).

Amostragem

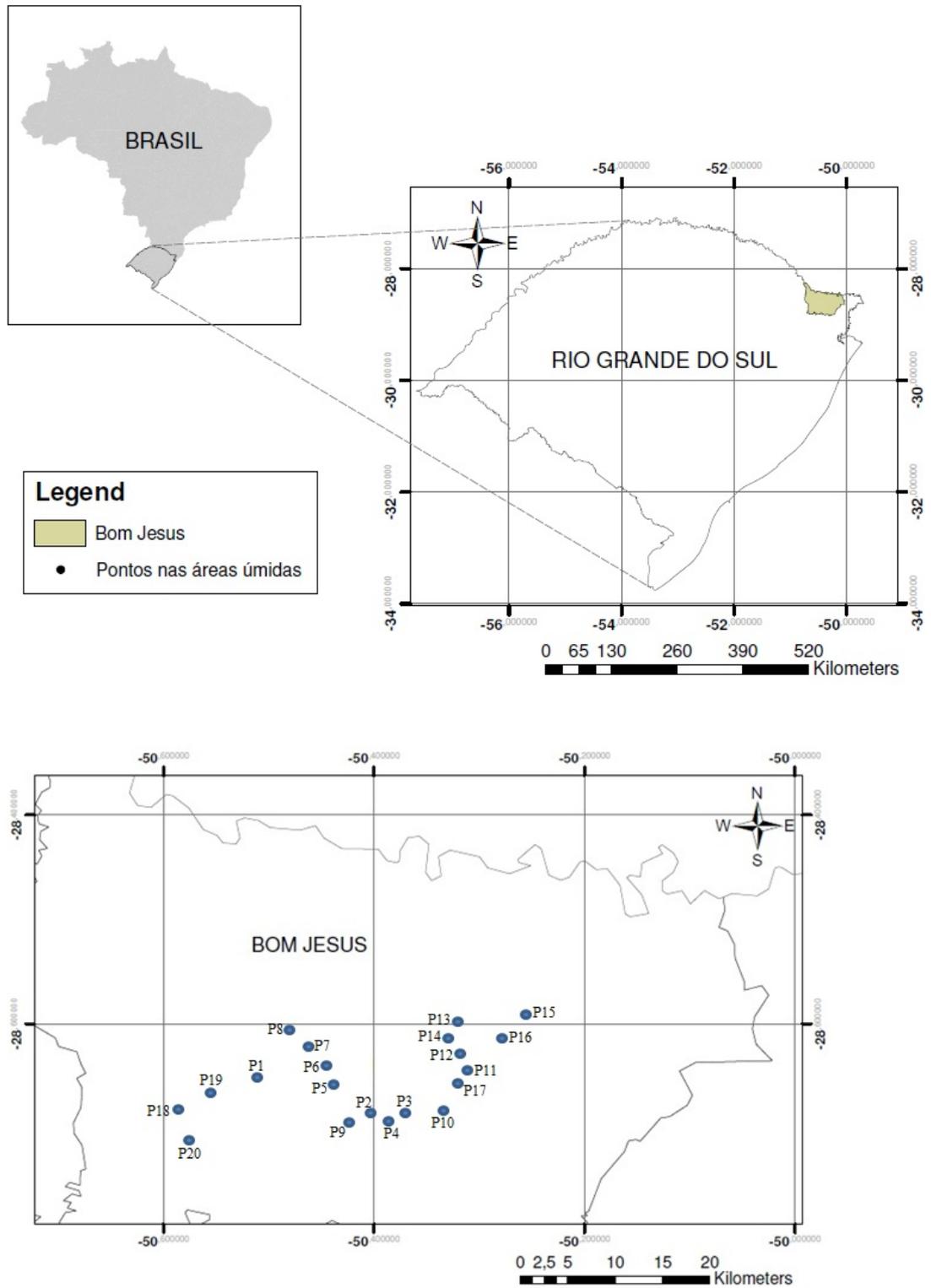
Neste estudo foram selecionadas vinte áreas úmidas localizadas nos Campos de Cima da Serra do Sul do Brasil, em uma área de aproximadamente 350 km² ao norte do município de Bom Jesus, RS (Figura 1). A distância mínima entre as áreas úmidas selecionadas foi de aproximadamente 500 metros, separadas por declives

típicos da geomorfologia local. As áreas úmidas selecionadas não possuíam conectividade de água superficial entre si.

Três coletas de macroinvertebrados foram realizadas nas áreas úmidas nos meses de setembro (final do inverno) e novembro (primavera) de 2012 e abril (outono) de 2013. Não foi realizada a amostragem da comunidade de macroinvertebrados durante o verão devido ao período de seca, característico da região nesta época do ano. Em cada área úmida e coleta foram realizadas quatro varreduras. As varreduras foram realizadas através de um puçá aquático (*frame dip-net*) de 30 cm de largura e malha de 250 μm de diâmetro. Cada amostra foi representada por uma varredura de 1 m, sendo a mesma fixada *in situ* com formaldeído a 10% e levada ao laboratório para triagem. No laboratório, as amostras foram lavadas com o auxílio de peneiras com malhas de 1 mm, 0,5 mm e 0,2 mm de diâmetro. Os macroinvertebrados foram triados e identificados até o menor nível taxonômico possível (gênero) com o auxílio de um estereomicroscópio. A identificação taxonômica foi baseada em bibliografias especializadas (MERRIT & CUMMINS, 1996; LOPRETTO & TELL, 1995; FERNANDÉZ & DOMÍNGUEZ, 2009).

As variáveis físicas e químicas das áreas úmidas estudadas caracterizaram as variáveis em escala local do estudo. Essas variáveis locais foram representadas pela área (ha), temperatura, pH, potencial de oxirredução, condutividade elétrica, turbidez, oxigênio dissolvido e sólidos totais dissolvidos na água. Essas leituras foram realizadas durante cada período de coleta com auxílio de um medidor portátil (U-22, Horiba). A área de cada área úmida foi medida com auxílio de GPS (GPS III Plus, Garmin, Inc.). As variáveis ambientais na escala regional (espacial) foram caracterizadas pela distância geográfica entre os pontos de coleta (áreas úmidas).

Figura 1 - Áreas úmidas amostradas nos Campos de Cima da Serra, Bom Jesus RS.



Análise de dados

Um total de cinco matrizes de dados foram organizadas para as análises: 1) matriz biológica completa, representada por todos os gêneros de macroinvertebrados aquáticos amostrados nas áreas úmidas por período de coleta, 2) matriz biológica representada pelos gêneros de macroinvertebrados aquáticos com dispersão ativa (insetos), 3) matriz biológica representada pelos gêneros de macroinvertebrados aquáticos com dispersão passiva, 4) matriz contendo os descritores ambientais representadas pelas variáveis físicas e químicas da água e área (ha), mensuradas em cada área úmida e período de coleta, sendo transformados em $\text{Log}(x+1)$ e 5) matriz de distância espacial das áreas úmidas.

Os descritores espaciais utilizados nas análises foram obtidos pelo método das coordenadas principais de matrizes de vizinhança (“Principal Coordinates of Neighborhood Matrices”– PCNM), que transforma pares de coordenadas geográficas em uma matriz truncada de distância euclidiana. Os autovetores gerados pela PCNM foram utilizados como variáveis espaciais nas análises (GRIFFITH & PERES-NETO, 2006). A significância dos componentes ($P < 0,05$) foi testada através de testes de Monte Carlo com 9.999 aleatorizações.

A contribuição relativa das variáveis locais (ambientais) e regionais (espaciais) na estrutura da comunidade de macroinvertebrados aquáticos foi verificada através de análises de redundância (RDA). A partir da significância dos modelos ambientais e espaciais gerados pelas análises de redundância, foram selecionados os componentes de variação. A variação na matriz biológica foi decomposta em componentes de explicação [a] puramente ambientais, [b] tanto espaciais quanto ambientais, [c] puramente espaciais e [d] residual ou não explicado. A significância dos componentes ($P < 0,05$) foi testada através dos testes de Monte Carlo com 9.999 aleatorizações (BORCARD *et al.* 1992; LEGENDRE & LEGENDRE 1998). As análises de redundância foram realizadas separadamente para cada período de coleta (setembro e novembro de 2012; e abril de 2013) com o total de indivíduos coletados bem como para os indivíduos com capacidade de dispersão ativa e para os indivíduos com dispersão passiva, separadamente.

Nesse sentido, foram realizadas nove Análises de Redundância, sendo: três RDA's, uma para cada período de coleta, com o total de indivíduos coletados; três

RDA's, uma para cada período de coleta, considerando-se apenas os indivíduos com dispersão ativa e; três RDA's, uma para cada período de coleta, considerando-se apenas os indivíduos com dispersão passiva.

Para estimativas não tendenciosas de partição da variação baseadas em RDA e para controlar o problema da ausência de linearidade entre os dados brutos de abundância das comunidades de macroinvertebrados foi realizada a transformação "Hellinger" (LEGENDRE & GALLAGHER, 2001). Os pontos amostrais sem ocorrência de indivíduos foram removidos das análises. As análises estatísticas foram conduzidas utilizando os pacotes vegan no ambiente R (R CORE TEAM, 2012).

Resultados

Do total de áreas úmidas selecionadas, cinco áreas estavam sem água superficial (secas) em novembro de 2012, e duas áreas úmidas estavam secas em abril de 2013. A área das áreas úmidas variou de 0,03 a 1,52 ha (Tabela 1). As temperaturas variaram de 12,6°C (P5, nov/2012) a 29,16°C (P18, nov/2012), com média de 20,33°C. Foram encontradas grandes amplitudes nos valores mínimos e máximos para os parâmetros de potencial de oxirredução de 15 mV (P4, set/2012) a 289 mV (P3, Abr/2013), sólidos totais dissolvidos de 0,001 g/L (P12, Abr/2013) a 0,22 g/L (P1, Set/2012) e turbidez de 0,01 NTU (P1 e P3/Nov/2012) a 800 NTU (P20, Nov/2012 e Abr/2013) (Tabela 1).

Tabela 1 - Variáveis químicas e físicas da água amostradas por área úmida e período de coleta (T=Temperatura; PO=Potencial de oxirredução; CE=Condutividade Elétrica; Turb.=Turbidez; OD=Oxigênio Dissolvido; STD=Sólidos Totais Dissolvidos).

		T (C°)	pH	PO (mV)	CE (ms/cm)	Turb. (NTU)	OD (mg/L)	STD (g/L)	Área (Ha)
P1	set/12	20,82	6,82	128	0,042	2,1	8,34	0,22	1,4
	nov/12	19,68	4,37	245	0,027	0,01	3,77	0,017	
	abr/13	19,52	4,56	255	0,035	4,3	4,57	0,021	
P2	set/12	17,99	6,27	171	0,008	4,3	8,6	0,005	0,3
	nov/12	20,32	5,03	203	0,007	129	7,03	0,004	
	abr/13	20,12	5,75	212	0,008	112	8,4	0,004	
P3	set/12	19,24	6,34	189	0,035	7,5	9,34	0,023	0,7
	nov/12	26,35	5,32	197	0,03	0,01	4,52	0,021	
	abr/13	25,94	5,83	289	0,033	8,4	7,64	0,021	
P4	set/12	20,03	6,45	15	0,005	10,6	9,77	0,006	0,4

	nov/12	24,95	5,52	176	0,018	63,6	7,48	0,012	
	abr/13	24,55	5,87	186	0,022	34,2	8,95	0,008	
P5	set/12	18,39	6,32	228	0,007	5,9	8	0,005	0,22
	nov/12	26,9	5,93	168	0,006	43,8	6,52	0,004	
	abr/13	26,7	6,04	172	0,007	43,8	7,46	0,006	
P6	set/12	18,18	6,45	141	0,005	10,6	8,7	0,006	0,19
	nov/12	24,61	5,59	238	0,016	17,4	6,63	0,01	
	abr/13	24,21	5,77	243	0,004	15,8	8,32	0,002	
P7	set/12	18,18	6,64	241	0,036	36,7	8,71	0,023	0,17
	nov/12								
	abr/13								
P8	set/12	15,1	5,47	237	0,014	13,7	8,6	0,009	0,16
	nov/12	22,07	5,42	134	0,058	775	3,64	0,038	
	abr/13	21,86	5,56	145	0,049	36,3	5,78	0,036	
P9	set/12	12,6	4,98	237	0,012	5,02	6,62	0,008	1,52
	nov/12	23,28	5,57	214	0,01	52,1	8,28	0,007	
	abr/13	23,13	5,64	221	0,012	24,6	6,86	0,008	
P10	set/12	13,9	5,14	283	0,016	308	6,93	0,01	0,68
	nov/12								
	abr/13	23,57	5,22	273	0,015	286	6,45	0,01	
P11	set/12	12,92	5,4	247	0,018	19,7	7,72	0,012	0,12
	nov/12								
	abr/13								
P12	set/12	14,73	6	221	0,014	15,6	6,74	0,005	0,44
	nov/12	19,88	5,76	211	0,013	2	5,87	0,008	
	abr/13	19,23	5,69	224	0,015	13,5	6,74	0,001	
P13	set/12	16,63	5,73	221	0,016	8,2	8,34	0,01	0,2
	nov/12								
	abr/13	20,54	5,74	221	0,014	10,3	8,46	0,01	
P14	set/12	16,7	5,54	169	0,015	18,6	5,41	0,01	0,5
	nov/12	19,1	5,44	160	0,022	516	6,87	0,014	
	abr/13	18,76	5,54	178	0,018	15,6	5,97	0,01	
P15	set/12	20,92	5,84	252	0,027	14,5	10,36	0,018	0,15
	nov/12	15,31	5,51	151	0,025	498	9,33	0,016	
	abr/13	15,98	5,63	162	0,022	18,4	10,53	0,018	
P16	set/12	21,13	6,33	231	0,016	7,9	10,24	0,011	0,03
	nov/12								
	abr/13	15,34	6,03	227	0,025	9,4	10,59	0,014	
P17	set/12	14,5	5,76	115	0,031	20	7,37	0,02	0,8
	nov/12	14,66	5,65	191	0,055	20	4,82	0,036	
	abr/13	14,87	5,63	157	0,051	14,8	8,53	0,028	
P18	set/12	19,72	6,75	221	0,044	104	10,85	0,028	0,2
	nov/12	29,16	6,03	167	0,045	78,5	10,15	0,029	
	abr/13	25,74	6,12	173	0,048	96,3	10,15	0,023	
P19	set/12	19,24	6,14	173	0,012	299	8,57	0,008	0,19
	nov/12	25,21	6,17	200	0,02	62,1	10,44	0,012	
	abr/13	23,35	6,09	231	0,019	63,1	8,59	0,015	
P20	set/12	18,83	5,67	272	0,011	538	8,78	0,008	0,37
	nov/12	26,42	5,57	76	0,067	800	6,31	0,032	
	abr/13	26,54	5,61	104	0,057	800	8,65	0,033	

Um total de 27.884 indivíduos distribuídos em 44 famílias e 52 gêneros de macroinvertebrados aquáticos foi coletado (Tabela 2). A classe Insecta foi representada por 20.425 indivíduos (73,24% do total), e 38 famílias e 49 gêneros identificados. A classe Malacostraca foi representada por 4.347 indivíduos (15,58% do total) e uma família (Dogielinotidae). As famílias com maior número de indivíduos

foram Chironomidae (7.967 indivíduos), Dogielinotidae (4.347 indivíduos) e Baetidae (1.941 indivíduos) (Tabela 2). Dentre os quironomídeos, a subfamília Chironominae foi representada por 5.704 indivíduos e a subfamília Orthoclaadiinae por 1.877 indivíduos. *Hyalella* e *Callibaetis* foram os únicos gêneros pertencentes às famílias Dogielinotidae e Baetidae, respectivamente. O gênero *Neoplea* (Pleidae) e a Classe Oligochaeta também foram bastante representativos nas áreas úmidas estudadas, sendo representados por 1.024 e 1.014 indivíduos, respectivamente (Tabela 2). Os táxons com maior frequência, coletados nas 20 áreas úmidas nos três períodos de amostragem foram Oligochaeta, Chironominae, *Laccophilus* e *Sigara*. Os táxons com menor representatividade foram Gelastocoridae, Elmidae, *Mesovelina*, *Oecetis* e *Polycentropus* com apenas um indivíduo coletado durante os períodos de coleta, seguidos por *Ranatra* (dois indivíduos), *Nectopsyche* (três indivíduos), *Hydrometra* (quatro indivíduos) e *Ptilodactyla* (cinco indivíduos).

Tabela 2. Composição e abundância dos táxons de macroinvertebrados aquáticos com dispersão ativa e passiva amostrados nas áreas úmidas por período de coleta no Sul do Brasil.

Dispersão	Ordem	Família	Gênero	Setembro/2012	Novembro/2012	Abril/2013	Total
DISPERSORES ATIVOS	Odonata	Aeshnidae	<i>Aeshna</i>	31	14	26	71
			<i>Anax</i>	19	4	7	30
			<i>Coryphaeschna</i>	11	0	0	11
		Coenagrionidae	<i>Acanthagrion</i>	24	61	25	110
			<i>Ischnura</i>	61	237	114	412
		Lestidae	<i>Lestes</i>	76	8	4	88
		Libellulidae	<i>Erythemis</i>	4	3	4	11
			<i>Erythrodiplax</i>	37	24	29	90
			<i>Micrathyria</i>	13	9	10	32
			<i>Tramea</i>	3	1	7	11
	Hemiptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	98	102	93	293
		Corixidae	<i>Sigara</i>	299	416	271	986
		Gelastocoridae	N.I.	1	0	0	1
		Hydrometridae	<i>Hydrometra</i>	1	2	1	4
		Mesovellidae	<i>Mesovelia</i>	0	1	0	1
		Naucoridae	<i>Ambrysus</i>	0	0	65	65
		Nepidae	<i>Ranatra</i>	1	1	0	2
		Notonectidae	<i>Buenoa</i>	32	76	81	189
			<i>Notonecta</i>	9	20	4	33
Pleidae	<i>Neoplea</i>	90	708	226	1.024		
Vellidae	<i>Rhagovelia</i>	6	56	26	88		

Tabela 2. Cont.

	Ordem	Família	Gênero	Setembro/2012	Novembro/2012	Abril/2013	Total	
DISPERSORES ATIVOS	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Callibaetis</i>	481	876	584	1.941	
		Caenidae	<i>Caenis</i>	20	169	39	228	
	Diptera	Ceratopogonidae	N.I.	217	309	165	691	
		Chironomidae	Tanypodinae		121	191	74	386
			Chironominae		2152	2500	1052	5.704
			Orthocladiinae		878	722	277	1.877
		Chaoboridae	N.I.	0	55	92	147	
		Culicidae	<i>Aedes</i>		19	53	8	80
			<i>Anopheles</i>		7	13	0	20
			<i>Culex</i>		197	103	96	396
		Ephydriidae	N.I.	5	26	10	41	
		Tabanidae	<i>Tabanus</i>	5	6	3	14	
		Tipulidae	N.I.	4	1	2	7	
	Coleoptera	Curculionidae	<i>Lissorhoptrus</i>	427	103	187	717	
		Dytiscidae	<i>Bidessonotus</i>	233	195	199	627	
			<i>Celina</i>	6	8	6	20	
			<i>Laccophilus</i>	227	258	71	556	
			<i>Thermonectus</i>	16	22	1	39	
		Elmidae	N.I.	0	1	0	1	
		Gyrinidae	<i>Gyrinus</i>	3	0	2	5	
		Haliplidae	<i>Haliplus</i>	15	16	0	31	
		Hydrophilidae	<i>Berosus</i>	148	202	3	353	
			<i>Enochrus</i>	17	2	3	22	
<i>Helochares</i>	333		156	5	494			
<i>Tropisternus</i>	24		12	10	46			

Tabela 2. Cont.

Dispersão	Ordem	Família	Gênero	Setembro/2012	Novembro/2012	Abril/2013	Total
DISPERSORES ATIVOS	Coleoptera	Noteridae	<i>Hydrocanthus</i>	0	487	235	722
			<i>Pronoterus</i>	0	357	7	364
			<i>Suphis</i>	11	55	0	66
			<i>Suphisellus</i>	258	0	0	258
		Ptilodactylidae	<i>Ptilodactyla</i>	5	0	0	5
		Scirtidae	<i>Scirtes</i>	201	31	63	295
		Staphylinidae	N.I.	21	11	7	39
	Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	244	168	134	546
			<i>Neotrichia</i>	27	47	0	74
		Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	1	1	1	3
			<i>Oecetis</i>	0	1	0	1
		Limnephilidae	<i>Antarctoecia</i>	12	0	4	16
		Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	1	0	0	1
	Lepidoptera	Pyalidae	N.I.	13	10	6	29
TOTAL DE DISPERSORES ATIVOS				7165	8910	4339	20.414
DISPERSORES PASSIVOS	Amphipoda	Dogielinotidae	<i>Hyalella</i>	1662	1386	1299	4.347
	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	N.I.	368	253	195	816
		Hirudinidae	N.I.	125	77	61	263
	Basommatophora	Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>	244	137	140	521
	Tubificida	N.I.	N.I.	414	356	244	1.014
	Unionoida	Hyriidae	N.I.	88	57	48	193
	Anostraca	Thamnocephalidae	<i>Dendrocephalus</i>	296	9	11	316
TOTAL DE DISPERSORES PASSIVOS				3197	2275	1998	7.470
TOTAL				10.362	11.185	6.337	27.884

Do total de indivíduos amostrados, os macroinvertebrados com dispersão ativa corresponderam a 20.414 indivíduos (73,21% do total) distribuídos em 49 gêneros identificados de insetos aquáticos (Tabela 3). Os macroinvertebrados com dispersão passiva corresponderam a 7.470 indivíduos do total e foram representados por sete táxons, sendo o gênero *Hyalella* e os oligoquetas os mais abundantes (Tabela 3). Na amostragem de abril de 2013 houve uma redução de 51,31% do total de indivíduos com dispersão ativa e 17,18% do total de macroinvertebrados com dispersão passiva em relação à coleta anterior (novembro de 2012). O total de indivíduos coletados reduziu em 43,35% (Tabela 3).

Tabela 3 - Total de indivíduos coletados nas áreas úmidas por período de coleta (dispersão ativa, passiva e total).

	Dispersores Ativos		Dispersores Passivos		Total de indivíduos	
	Nº indivíduos	Táxons	Nº indivíduos	Táxons	Nº indivíduos	Táxons
Set/2012	7.165	53	3.197	7	10.362	60
Nov/2012	8.910	51	2.275	7	11.185	58
Abr/2013	4.339	48	1.998	7	6.337	55

Os fatores locais e regionais das áreas úmidas não explicaram a estrutura das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos, considerando todos os táxons ou os táxons classificados de acordo com o seu modo de dispersão (ativo e passivo). A variação residual foi alta nas três categorias analisadas (Tabelas 4 e 5).

As metacomunidades de macroinvertebrados não apresentaram correlação espacial nas áreas úmidas em nenhuma das coletas, tanto para o total de indivíduos coletados bem como para os grupos com dispersão ativa e passiva. A Tabela 4 apresenta os valores de F e p calculados para cada uma das Análises de Redundância realizadas entre a matriz biológica e a matriz espacial. Estes resultados indicaram que não existe uma maior dissimilaridade na composição de macroinvertebrados com o aumento da escala regional estudada, demonstrando que nessa escala espacial a distância geográfica entre as áreas úmidas de altitude não exerceu influência significativa sobre as comunidades analisadas em sua totalidade ou separadamente de acordo com o seu modo de dispersão (Tabela 4).

Tabela 4 - Valores de F , p e R^2 Ajustado calculados para cada uma das RDA's realizadas entre a matriz biológica e a matriz espacial por período de coleta.

Período de coleta	Total de indivíduos	Dispersores Ativos	Dispersores Passivos
Set/2012	F= 1,19; $p=0,161$ R^2 Ajust=0,107	F=1,17; $p=0,194$ R^2 Ajust=0,101	F=1,38; $p=0,147$ R^2 Ajust=0,197
Nov/2012	F=0,85; $p=0,76$ R^2 Ajust=0,103	F=0,98; $p=0,559$ R^2 Ajust=0,105	F=0,49; $p=0,979$ R^2 Ajust=0,481
Abr/2013	F=0,78; $p=0,906$ R^2 Ajust=0,158	F=0,96; $p=0,554$ R^2 Ajust=0,019	F=0,95; $p=0,531$ R^2 Ajust=0,029

As metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos também não apresentaram correlação com as variáveis locais ambientais, com exceção do grupo representado pelos táxons com dispersão ativa em abril de 2013, cujo valor de p foi marginalmente significativo (R^2 ajustado=0,12; $F=1,3$; $p=0,06$) em relação ao modelo com todas as variáveis ambientais analisadas. Esse resultado evidenciou que nesse período de amostragem (após o verão), parte da variação da composição de insetos aquáticos foi explicada pelas variáveis físicas e químicas e pela área das áreas úmidas, levando a uma estrutura de metacomunidades. Os resultados das Análises de Redundância para cada coleta e grupo podem ser visualizados na Tabela 5.

Tabela 5. Valores de F , p e R^2 Ajustado calculados para cada uma das RDA's realizadas entre a matriz biológica e as variáveis ambientais por período de coleta.

Período de coleta	Total de Indivíduos	Dispersores Ativos	Dispersores Passivos
Set/2012	F=1,05; $p=0,335$ R^2 Ajust=0,024	F=1,06; $p=0,348$ R^2 Ajust=0,027	F=1,41; $p=0,155$ R^2 Ajust=0,147
Nov/2012	F=1,19; $p=0,222$ R^2 Ajust=0,219	F=1,12; $p=0,328$ R^2 Ajust=0,235	F=0,8; $p=0,699$ R^2 Ajust=0,047
Abr/2013	F=1,09; $p=0,302$ R^2 Ajust=0,044	F=1,3; $p=0,06$ R^2 Ajust=0,12	F=0,76; $p=0,785$ R^2 Ajust=0,123

Discussão

As visões atuais acerca dos fatores que afetam a composição de comunidades biológicas e a diversidade de espécies são frequentemente divididas em duas grandes categorias: processos locais (e.g. heterogeneidade ambiental, fatores abióticos e interações entre as espécies) e processos regionais (dispersão, conectividade) (MOUQUET & LOREAU, 2003; HOLYOAK *et al.*, 2005).

Nossos resultados indicaram que não houve nenhum tipo de estrutura espacial na composição das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas de altitude do sul do Brasil. Nós também não encontramos estruturas espaciais entre organismos com dispersão ativa e passiva. No contexto de metacomunidades, devem-se esperar diferentes efeitos de dispersão na estruturação espacial da composição das comunidades em diferentes escalas espaciais, que também pode ser relacionado com as habilidades de dispersão dos organismos (COTTENIE, 2005; HEINO, 2011; SOININEN, 2012). Em uma metacomunidade estruturada espacialmente é esperado uma grande dependência de sucesso nas taxas de dispersão dos indivíduos. Quando a dispersão é praticamente inexistente os organismos são limitados em sua dispersão e as dinâmicas das comunidades são localmente estruturadas (VAN DE MEUTTER *et al.*, 2007). Quando as taxas de dispersão são baixas ou moderadas, todas as espécies podem chegar a outros locais e a dinâmica do “sorteamento de espécies” irá ocorrer,

desde que a paisagem seja heterogênea (LEIBOLD & MILLER 2004). Quando a taxa de dispersão é alta a migração homogênea a metacomunidade que, de fato, torna-se uma só comunidade (VAN DE MEUTTER, 2007).

Organismos aquáticos que podem dispersar se movem entre os habitats disponíveis (áreas úmidas) (BILTON *et al.*, 2001; MCCAULEY, 2006) porém, sua variabilidade no modo de dispersão e suas habilidades irão determinar a extensão com que variáveis locais e regionais estruturam a comunidade dos organismos (BOHONAK & JENKINS, 2003; COTTENIE & DE MEESTER, 2004), e refletindo na forma com que a variabilidade taxonômica diminui conforme se aumenta a escala estudada. Estudos com metacomunidades de macroinvertebrados em ecossistemas lênticos de bacias hidrográficas vêm reportando um aumento nas taxas de dispersão (THOMPSON & TOWNSEND, 2006; BROWN *et al.*, 2011). Como nossos resultados não indicaram estruturação espacial, tende-se a pensar que altas taxas de dispersão vem causando a homogeneização das comunidades, pois os organismos podem dispersar por todos os habitats disponíveis e apenas os competidores mais aptos irão se estabelecer (KNEITEL & MILLER, 2003; LEIBOLD *et al.*, 2004).

Nossos resultados não indicaram nenhuma estruturação espacial das comunidades de macroinvertebrados aquáticos nas áreas úmidas estudadas, tanto para táxons dispersores ativos quanto para os táxons dispersores passivos ao longo do período de estudo. Nesse sentido, a elevada similaridade na composição de táxons de macroinvertebrados entre as áreas úmidas independente do seu modo de dispersão e período do ano pode ser resultado da ausência de barreiras físicas espaciais para a dispersão ao longo da paisagem campestre predominante na região de estudo, tais como, relevos e grandes fragmentos de vegetação. Heino (2015) afirmou que entender os limites de uma comunidade local e os limites das metacomunidades são questões chave para o entendimento dos fatores que estruturam as metacomunidades e comunidades locais em diferentes escalas. As habilidades de dispersão dos organismos aquáticos e a distância que eles percorrem são geralmente pouco conhecidas (BILTON *et al.*, 2001; BOHONAK & JENKINS, 2003). Evidências empíricas indicam que o modo de dispersão (e.g. ativos versus passivos) é determinante na composição da comunidade. Cottenie (2005) realizou uma análise de 158 conjuntos de dados publicados, envolvendo macroinvertebrados, peixes, zooplâncton, plantas, anfíbios, aves, diatomáceas,

insetos e outros grupos. Os resultados mostraram um importante papel quanto ao modo de dispersão nestas comunidades. Metacomunidades de dispersores passivos são fortemente estruturadas por processos locais e pouco estruturadas espacialmente (sorteio de espécies). Em dispersores ativos, as dinâmicas da metacomunidade tornam-se mais complexas e dependem do tipo de habitat avaliado. Metacomunidades de dispersores ativos foram estruturadas de forma similar às metacomunidades com dispersores passivos em lagos e ambientes marinhos, mas foram cada vez mais impulsionados por processos espaciais em arroios e córregos, estuários e sistemas continentais (COTTENIE, 2005).

Em nosso estudo, os fatores ambientais locais também não influenciaram a composição das comunidades aquáticas de macroinvertebrados nas áreas úmidas. As variáveis ambientais locais selecionadas nas áreas úmidas possuem uma relação direta com o nicho das espécies de macroinvertebrados aquáticos, ou seja, caracterizam os requisitos e fatores necessários para o estabelecimento das populações (CAPERS *et al.*, 2010; CORNELL & HARRISON, 2013; GRÖONROOS & HEINO, 2012). Nossos resultados são diferentes daqueles encontrados em diversos estudos (COTTENIE *et al.*, 2003; LEIBOLD *et al.*, 2004; LOGUE *et al.*, 2011; HEINO, 2013) que mostraram que as comunidade de macroinvertebrados, em especial os insetos, possuem uma boa capacidade de dispersão, capaz de fazê-los alcançar a maior parte da extensão da área de estudo, em uma escala de até 195 Km, e que a diferenciação de nicho e as características da mancha são os fatores de maior importância para o estabelecimento das espécies.

Heino (2013), examinando o papel de fatores ambientais e espaciais na estruturação de macroinvertebrados de lagos, encontrou, de modo geral, que dispersores ativos mostraram um controle espacial menos puro e um controle ambiental maior na estrutura da comunidade e riqueza de espécies enquanto que processos espaciais eram mais importantes e um controle ambiental menos importante para outros grupos com dispersão mais limitada (passivos). A conectividade das lagoas estudadas pareceu ser menos importante do que a localização espacial das mesmas, embora sua importância tenha sido mascarada por condições ambientais covariantes, como fortes ventos e porcentagem de árvores na zona ripária.

As áreas úmidas possuem como característica um alto grau de estocasticidade, tanto nas variáveis abióticas como na composição de espécies (BATZER, 2013). Esta aleatoriedade pode conferir um menor controle ambiental nestas áreas. A variabilidade temporal (hidroperíodo) das áreas úmidas sugere que os efeitos de massa (em pequenas escalas espaciais), efeitos prioritários (em pequenas escalas espaciais) e limitação na dispersão (em geral extensões espaciais) podem ser importantes na estruturação das comunidades (HEINO *et al.* 2015),, embora provar sua importância com dados de campo é um grande desafio.

Segundo Leibold (2004), o paradigma do modelo nulo/neutro indica que processos de especiação randômica, extinção, migração e imigração determinam a estrutura das comunidades. Já que nossos resultados não mostraram a influencia de fatores locais e regionais na composição da comunidade de macroinvertebrados e, de acordo com a visão do paradigma nulo, a similaridade na estrutura da comunidade deveria diminuir com a distância espacial entre os locais, enquanto que as condições/fatores ambientais não possuem nenhum efeito na comunidade local e as espécies são consideradas ecologicamente equivalentes. Hubbell (2001) publicou a “Teoria unificada neutra da biodiversidade e biogeografia”, onde ele postula que a dispersão aleatória é um fator de controle primário da estrutura da comunidade. O modelo nulo/neutro afirma que a abundância das espécies resulta de uma combinação de dispersão, especiação, e variação estocástica das taxas de natalidade e mortalidade (“drift” ecológico). Assim, a abundância das espécies muda por acaso e não por causa de diferenças na capacidade competitiva (HUBBELL 2001; ETIENNE & OLFF 2004). Extinção também é um processo importante, mas modelos neutros assumem que a taxa de extinção pode ser prevista, se os valores de outros processos são conhecidos (BORDA - DE- AGUA *et al.*, 2012).

Este paradigma pode ser de grande relevância para o nosso estudo, pois a região na qual as áreas úmidas foram amostradas apresenta uma paisagem bastante homogênea. Porém, estudos vêm mostrando que as metacomunidades são estruturadas pela ação de todos os paradigmas, uns atuando mais fortemente que outros (LOGUE *et al.*, 2011; COTTENIE, 2005). Por exemplo, Winegardner *et al.* (2012) sugeriram que a dinâmica de manchas e efeito de massa são casos especiais do sorteio de espécies, limitando e homogeneizando os efeitos da

dispersão, respectivamente. Assim, a característica distinta da dinâmica de manchas versus sorteio de espécies versus efeito de massa é a quantidade de dispersão presente entre as comunidades dentro de uma metacomunidade. A dispersão é limitante para algumas das espécies na dinâmica de manchas, eficiente para (a maioria) as espécies do sorteio de espécies e alta para algumas das espécies da dinâmica de efeito de massa. A ideia leva a crer que, de fato, dependendo da escala espacial, do modo de dispersão, da conectividade das áreas e dos tipos de ecossistemas envolvidos, pode-se ter uma ou mais perspectivas atuando em conjunto nas metacomunidades (WINEGARDNER *et al.*, 2012; LINDSTROM & LANGENHEDER, 2012).

Batzer (2013) revisou pesquisas conduzidas em 14 áreas da América do Norte, onde muitos estudos ecológicos vêm sendo desenvolvidos com a comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas. Esses estudos indicaram que a hidrologia, ações antropogênicas e predação são os principais fatores que influenciam a comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas. Nessa revisão, o autor sugeriu que as áreas úmidas são principalmente representadas por espécies de macroinvertebrados resilientes com tendências generalistas, tanto em termos de estratégias de colonização, seleção de habitat ou de preferências alimentares. Devido à sua capacidade para explorar uma grande variedade de habitats, os macroinvertebrados só podem responder fortemente a variações extremas de caráter ambiental (e.g. períodos de inundações e de secas extremas, mudanças drásticas na vegetação, presença ou ausência de predadores). A maior variação nas respostas dos macroinvertebrados foi frequentemente detectada em áreas úmidas manejadas ou alteradas pela ação antrópica, com alterações artificiais na sua hidrologia e cobertura vegetal (BATZER, 2013). Ao contrário, muitos desses estudos mostraram uma menor variação da comunidade de macroinvertebrados em resposta aos fatores ambientais em áreas úmidas naturais sem influência antrópica (MURKIN *et al.*, 2000; WISSINGER *et al.*, 1999; SILLIMAN & BERTNESS, 2002; EULISS *et al.*, 2004; WILCOX, 2012; REESE & BATZER, 2007; HALL *et al.*, 2004).

O avanço teórico sobre os estudos de metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas, interação entre espécies que compõe as comunidades, modo de dispersão e as conseqüentes relações decorrentes da estrutura biológica pode trazer um avanço significativo no sentido de

fornecer informações ecológicas relevantes e que possam servir para auxiliar na conservação da biodiversidade das áreas úmidas no Sul do Brasil. Nesse sentido, o desenvolvimento de estudos ecológicos que abordem a teoria de metacomunidades nessa região torna-se fundamental, considerando o aspecto prioritário da conservação da biodiversidade das áreas úmidas no Sul do Brasil, onde estima-se que aproximadamente 90% desses ecossistemas tenham sido degradados (MALTCHIK, 2003).

Referências bibliográficas

Baldissera, R.; Rodrigues, E.N. L.; Hartz, S.M. (2013) Assessment of the probability of colonization of local spider communities in an experimental landscape. **Journal of Arachnology** 41(2): 160-167.

Baptista, V.dos A.; Antunes, M.B.; Martello, A.R. et al. (2014) Influência de fatores ambientais na distribuição de famílias de insetos aquáticos em rios no sul do Brasil **Ambiente e Sociedade** 17(3): 155-176.

Batzer, D.P. (2012) The Seemingly Intractable Ecological Responses of Invertebrates in North American Wetlands: A Review. **Wetlands** 33: 1–15.

Bilton, D. T., Freeland, J. R., & Okamura, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics** 32: 159-181.

Bohonak, A.J. & Jenkins, D.G. (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. **Ecology Letters** 6: 783–796.

Boldrini, I.I. (2002) Campos sulinos: caracterização e biodiversidade. *In*: Araújo, E.L.; Noura, A.N.; Sampaio, E.V.S.B.; Gestinari, L.M.S. & Carneiro J.M.T. (eds.). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil**. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco. p. 95-97.

Borcard, D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. **Ecology**, 73(3): 1045–1055.

Borda-de-Agua, L.; Borges, P.A.V.; Hubbell, S.P. & Pereira, H.M. (2012). Spatial scaling of species abundance distributions. **Ecography** 35: 549–556.

Branco, C.C.Z.; Bispo, P.C.; Peres, C.K. (2014) The roles of environmental conditions and spatial factors in controlling stream macroalgal communities. **Hydrobiologia** 732(1): 123-132

Brown, B., Swan, C.M., Auerbach, D.A., Campbell Grant, E.H., Hitt, N.P., Maloney, K.O. & Patrick, C. (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine

communities and ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**, **30**: 310–327.

Capers R.S., Selsky R. & Bugbee G.J. (2010) The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. **Freshwater Biology** **55**: 952–966.

Cornell H.V. & Harrison S.P. (2013) Regional effects as important determinants of local diversity in both marine and terrestrial systems. **Oikos** **122**: 288–297.

Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature** **387**: 253–260.

Cottenie, K. & De Meester, L. (2004) Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. **Ecology** **85**: 114–119.

Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters** **8**: 1175-1182.

Cottenie, K.; Michels, E.; Nuytten, N.; De Meester, L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local processes in highly interconnected ponds. **Ecology** **84** (4): 991-1000.

Dodds, W.K. & Whiles, M.R. 1958 **Freshwater ecology: concepts, and environmental applications of limnology**. Elsevier Academic Press Publications. 832 p.

Etienne, R. S., & Olf, H. (2004) A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. **Ecology Letter** **7**: 170–175.

Euliss, N.H.; Jr, LaBaugh, J.W.; Fredrickson, L.H.; Mushet, D.M.; Laubhan, M.K.; Swanson, G.A.; Winter, T.C.; Rosenberry, D.O.; Nelson, R.D. (2004) The wetland continuum: a conceptual framework for interpreting biological studies. **Wetlands** **24**: 448–458.

Fernández, H.R. & Domínguez, E. (Eds.) 2009. **Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos**. Tucumán. Editorial Universitaria de Tucumán.

Florencio, M.; Diaz-Paniagua, C.; Gomez-Rodriguez, C. (2014) Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. **Insect Conservation and Diversity** **7**(1): 4-21.

Gravel, D.; Canham, C. D.; Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letters** **9**: 399–409.

Griffith D. A. & Peres-Neto P. R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. **Ecology**, **87**(10): 2603– 2613.

- Gröönroos M. & Heino J. (2012) Species richness at the guild level: effects of species pool and local environmental conditions on stream macroinvertebrate communities. **Journal of Animal Ecology** **81**: 679–691.
- Hall, D.L.;Willig, M.R.; Moorhead, D.L.; Sites, R.W.; Fish, E.B.; Mollhagen, T.R. (2004) Aquatic macroinvertebrate diversity of playa wetlands: the role of landscape and island biogeographic characteristics. **Wetlands** **24**: 77–91.
- Heino, J. (2011) A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. **Freshwater Biology** **56 (9)**: 1703-1722.
- Heino, J. (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. **Biological Reviews** **88**: 166-178.
- Heino, J., Muotka, T., Paavola, R. (2003) Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. **Journal of Animal Ecology** **72**: 425-434.
- Heino, J.; Melo, A.S. & Bini, L. (2015) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology** **60**: 223–235.
- Heino, J.; Virkkala, R.; Toivonen, H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. **Biological Review** **84(1)**: 39-54.
- Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D. (2005) **Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities**. Chicago University Press, Chicago.
- Hubbell, S. P. (2001). **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton Univ. Press, Princeton.
- IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2013) **Atlas Nacional do Brasil**. 3. ed. Rio de Janeiro: IBGE, 262 p.
- Johnson, R. K. & Goedkoop, W. (2002) Littoral macroinvertebrate communities: spatial scale and ecological relationships. **Freshwater Biology** **47**:1840–1854.
- Kneitel, J.M. & Miller, T.E. (2003) Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. **The American Naturalist** **162**: 165–171.
- Legendre P. & Gallagher E. D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia** **129**: 271–280.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) **Numerical Ecology**. Second English edition: Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Leibold, M. A. & Miller, T. E. (2004) From metapopulations to metacommunities. *In*: **Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations** (eds Hanski, I. & Gaggiotti, O.E.). Elsevier/Academic Press, Amsterdam, pp. 133–150.

Leibold, M.A. & McPeck, M. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology** **87(6)**: 1399–1410.

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.

Lindstrom, E.S. & Langenheder, S. (2012) Local and regional factors influencing bacterial community assembly. **Environmental Microbiology Reports** **4**: 1–9.

Logue J.B.; Mouquet N.; Peter H.; Hillebrand H. & The Metacommunity Working Group (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution** **26**: 482–491.

Logue, J.B. & Lindstrom, E.S. (2010) Species sorting affects bacterioplankton community composition as determined by 16S rDNA and 16S rRNA fingerprints. **JISME** **4**: 729–738.

Logue, J.B.; Mouquet, N.; Peter, H.; Hillebrand, H.; Decclerk, P.(2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution** **26**: 482–491.

Lopretto, E.C. & Tell, G. (1995). **Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su estudio**. Ediciones Sur, La Prata. Tomos I-III.

Louette, G. & De Meester, L. (2005). High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. **Ecology** **86(2)**: 353-359.

Macedo-Soares, P.H.M.; Petry, A.C.; Farjalla, V.F. (2010) Hydrological connectivity in coastal inland systems: lessons from a Neotropical fish metacommunity. **Ecology of Freshwater Fish** **19(1)**: 7-18.

Maltchik, L. 2003. Three new wetlands inventories in Brazil. **Interciencia** **28**: 421-423.

McCauley, S.J. (2006) The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds. **Ecography** **29**: 585–595.

Merrit, R.W. & Cummins, K.W. 1996. **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. 3^a ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa.

Moraes, A.B.; Stenert, C; Rolon, A.S.; Maltchik, L. (2014) Effects of landscape factors and hydroperiod on aquatic macroinvertebrates with different dispersal strategies in southern Brazil ponds. **Journal of Freshwater Ecology** **29 (3)**: 319–335.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source–sink metacommunities. **American Naturalist** **162**: 544–557.

Muneepeerakul, R.; Bertuzzo, E.; Lynch, H.J.; Fagan, W.F.; Rinaldo, A.; Rodriguez-Iturbe, I. (2008) Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. **Nature** **453**: 220-222.

Murkin, H.R.; van der Valk, A.G.; Clark, W.R. (eds) (2000) **Prairie wetland ecology: the contribution of the marsh ecology research program**. Iowa State University Press, Ames

Padial, A.A.; Ceschin, F.; Declerck, S.A.J.; De Meester, L.; Bonecker, C.C.; et al. (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. **PLoS ONE** **9(10)**: e111227. doi:10.1371/journal.pone.0111227

Prado, V.H.M. & Rossa-Feres, D. de C. (2014) The influence of niche and neutral processes on a neotropical anuran metacommunity. **Austral Ecology** **39(5)**: 540-547.

Provete, D.B.; Goncalves-Souza, T.; Garey, M.V. (2014) Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia** **734 (1)**: 69-79.

R Core Team (2012) **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Found. Stat. Computing, Vienna.

RAMSAR. 2012. **Classification for wetland type maintained by convention on wetlands**. Disponível em:<http://www.ramsar.org/ris/key_ris_types.htm>

Reese, E.G. & Batzer, D.P. (2007) Do invertebrate communities in floodplains change predictably along a river's length? **Freshwater Biology** **52**: 226–239.

Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science** **235**:167–171.

Robson, B. J., Hogan, M. & Forrester, T. (2005). Hierarchical patterns of invertebrate assemblage structure in stony upland streams change with time and flow permanence. **Freshwater Biology** **50**:944–953.

Silliman, B.R. & Bertness, M.D. (2002) A trophic cascade regulates salt marsh primary production. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **99**:10500–10505.

Siqueira, T.; Bini, L.M.; Roque, F.O. (2012) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. **Ecography** **35 (2)**: 183-192.

Soininen, J. (2012) Macroecology of unicellular organisms - patterns and processes. **Environmental Microbiology** **4 (1)**: 10-22.

Sokol, E.R., Benfield, E.F., Belden, L.K. & Vallet, H.M. (2011) The assembly of ecological communities inferred from taxonomic and functional composition. **The American Naturalist** **177**: 630–644

- Sokol, E.R.; Hoch, J.M.; Gaiser, E. (2014) Metacommunity Structure Along Resource and Disturbance Gradients in Everglades Wetlands. **Wetlands** **34** (1): 135-146.
- Stendera, S.E.S & Johnson, R.K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. **Freshwater Biology** **50**(8): 1360-1375 .
- Thompson, R. & Townsend, C. (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. **Journal of Animal Ecology** **75**: 476–484.
- Van De Meutter, F.; De Meester, L. & Stoks, R. (2007). Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. **Ecology** **88** (7): 1687-1695
- Wilcox, D.A. (2012) Great Lakes coastal marshes. *In*: Batzer, D.P.; Baldwin, A.H. (eds) **Wetland habitats of North America: ecology and conservation concerns**. University of California Press, Berkeley, pp 173–188.
- Winegardner, A.K.; Jones, B.K.; Ng, I.S.Y.; Siqueira, T. & Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology and Evolution** **27**: 253–254.
- Wissinger, S.A.; Bohonak, .A.J; Whitemanm H.H.; Brown,W.S. (1999) Subalpine wetlands in Colorado: habitat permanence, salamander predation, and invertebrate communities. *In*: Batzer, D.P.; Rader, R.B.; Wissinger, S.A. (eds) **Invertebrates in freshwater wetlands of North America: ecology and management**. John Wiley and Sons, New York, pp 757–790.

3. CAPÍTULO 2

BETA DIVERSIDADE DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS DE ALTITUDE DO SUL DO BRASIL

Resumo

A complexidade e heterogeneidade de habitats proporcionam uma maior diversidade de espécies. As áreas úmidas são ecossistemas que apresentam alta diversidade biológica e alta heterogeneidade ambiental. Em áreas úmidas, o hidroperíodo e a estrutura complexa gerada por plantas aquáticas podem estar positivamente correlacionada com a riqueza de macroinvertebrados. O objetivo deste estudo foi verificar como a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos varia entre as diferentes escalas espaciais e entre diferentes tipos de habitats em áreas úmidas intermitentes de altitude do sul do Brasil com diferentes hidroperíodos ou regimes hidrológicos. Os resultados mostram uma baixa contribuição do tipo do habitat no incremento de espécies ou da variação da diversidade na comunidade. A diversidade beta é maior entre as áreas úmidas (escala regional) do que entre habitats de uma mesma área úmida, independente do hidroperíodo, indicando assim forte influência de fatores regionais na composição de espécies. O estudo da diversidade beta em suas variadas formas é de essencial importância para o entendimento do funcionamento de ecossistemas e para a conservação de biodiversidade.

Palavras chave: Áreas úmidas intermitentes de altitude. Beta diversidade. Heterogeneidade de habitats. Hidroperíodo.

Beta Diversity of Aquatic Macroinvertebrates in High Altitude Wetlands in Southern Brazil

Abstract

Higher complexity and heterogeneity of habitats provide a greater diversity of species. Wetlands are ecosystems that have high biodiversity and high environmental heterogeneity. In wetlands, the hydroperiod and the complex structure generated by aquatic plants may be positively correlated with the richness of macroinvertebrates. The objective of this study was to investigate how beta diversity of aquatic macroinvertebrates varies between different spatial scales and between different types of habitats in high altitude intermittent wetlands in southern Brazil with different hydroperiods or hydrological regimes. The results showed a low contribution of the type of habitat in the variation of species diversity in the community. The beta diversity was higher among wetlands (regional scale) than among habitats of the same wetland, regardless of the hydroperiod, thus indicating strong influence of regional factors in species composition. The study of beta diversity is important for understanding the functioning of ecosystems and biodiversity conservation.

Keywords: High Altitude Intermittent Wetlands. Beta diversity. Habitat heterogeneity. Hydroperiod.

Introdução

Entender os processos que controlam a biodiversidade tem sido um dos maiores desafios da ecologia de comunidades (CLARK *et al.*, 2010). Esse desafio tem se tornado maior nos últimos anos devido às elevadas taxas de perda de biodiversidade (WORM *et al.*, 2006) e sua relação direta com o funcionamento dos ecossistemas (LOREAU *et al.*, 2001; TILMAN *et al.*, 2014).

A complexidade de habitats é uma das principais variáveis que determinam a diversidade biológica (KOVALENKO *et al.*, 2012). Alguns estudos têm avaliado os efeitos locais da complexidade de habitats, indicando que habitats mais complexos possuem uma maior riqueza e abundância de espécies (CROWDER *et al.*, 1998; KELAHER & CASTILLA, 2005; MATIAS *et al.*, 2010). Em áreas úmidas, a riqueza de macroinvertebrados está positivamente relacionada com a estrutura complexa de habitats fornecida por diferentes espécies de macrófitas (emergentes, flutuantes, submersas) (STENERT *et al.*, 2008; THOMAS, 2008).

Evidências empíricas vêm demonstrando que a complexidade e a heterogeneidade de habitats proporcionam uma maior diversidade de espécies. MacArthur e MacArthur (1961) demonstraram que quanto maior a altura da vegetação maior era também o número de espécies de aves. Além da complexidade de habitat conferida pelas macrófitas aquáticas, outros ecossistemas aquáticos com estruturas mais complexas, como os recifes de corais e mangues tendem a ter maior biodiversidade (KURIMOTO & TOKESHI, 2010).

As áreas úmidas são ecossistemas que apresentam alta diversidade biológica e alta heterogeneidade ambiental (MITSCH & GOSSELINK, 2000). A estrutura complexa gerada pelas plantas aquáticas nesses ecossistemas fornece refúgio para os macroinvertebrados contra predadores, assim como locais apropriados para reprodução e forrageamento (ATTRILL *et al.*, 2000; DIBBLE & ROWDEN, 2009). Nesse sentido, a riqueza de macroinvertebrados tende a estar positivamente correlacionada com a complexidade estrutural das plantas aquáticas (ÁVILA *et al.*, 2011; GENKAI-KATO, 2007; WARFE & BARMUTA, 2006)

O hidroperíodo é caracterizado pela presença de água em uma área úmida por um determinado período de tempo. Características como a frequência, a duração e a previsibilidade do hidroperíodo estruturam as comunidades biológicas

das áreas úmidas intermitentes (VANSCHOENWINKEL *et al.*, 2009). Em particular, a duração do hidroperíodo é uma característica importante para as comunidades de macroinvertebrados aquáticos, pois afeta diretamente as espécies que necessitam completar parte ou todo o seu ciclo de vida na água (WATERKEYN *et al.*, 2009). A presença de água superficial por períodos mais longos possibilita que um maior número de táxons complete seus ciclos de vida e mantenham suas populações viáveis (SPENCER & BLAUSTEIN, 2001). Muitos estudos têm demonstrado que o hidroperíodo influencia a estrutura das comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas, modificando sua riqueza e composição de espécies (WELLBORN *et al.*, 1996; ZIMMER *et al.*, 2000; STENERT & MALTCHIK 2007).

As comunidades de macroinvertebrados aquáticos são estruturadas por processos predominantes em múltiplas escalas espaciais (MINSHALL, 1988; POFF, 1997; HEINO *et al.*, 2003; LIGEIRO *et al.*, 2010). Recentemente, ecólogos têm reconhecido padrões espaciais da biodiversidade em escalas maiores em ecossistemas lênticos. Fatores relacionados com a interação entre as espécies e processos de colonização podem afetar a extinção local de macroinvertebrados, assim como interferir em processos internos da comunidade, gerando padrões ecológicos em diferentes escalas espaciais (MOUQUET & LOREAU, 2003). Johnson & Goedkoop (2002), Johnson *et al.*, (2004), e Stendera & Johnson (2005) analisaram a importância da escala espacial comparando a diversidade local com a diversidade regional da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em ecossistemas lênticos europeus. A riqueza e a composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas são influenciados por fatores que determinam a heterogeneidade ambiental das áreas úmidas, como por exemplo área, diversidade de habitats e hidroperíodo (ROBSON *et al.*, 2005; STENERT & MALTCHIK, 2007; STENERT *et al.*, 2008).

Uma maneira de compreender os fatores que determinam a diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais é investigar simultaneamente a beta diversidade e a relação entre diversidade local e regional (LEGENDRE *et al.*, 2005). A diversidade de espécies pode ser descrita em três componentes: diversidade de espécies local (diversidade α), riqueza regional (diversidade γ) e a diferença na composição de espécies entre localidades (diversidade β) (WHITTAKER, 1960).

Ávila *et al.* (2011) demonstraram que a importância relativa da diversidade beta na determinação da diversidade regional de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas permanentes e intermitentes variou com a escala espacial. Os resultados desse estudo mostraram que os componentes da diversidade alfa (α) foram menores que os componentes da diversidade beta (β), indicando que as famílias de macroinvertebrados estavam mais agregadas nessa menor escala espacial. As partições espaciais da diversidade também mostraram que a diversidade beta foi maior entre as áreas úmidas (maior escala espacial considerada no estudo) do que entre os diferentes habitats dentro de uma mesma área úmida. Nesse sentido, compreender como a diversidade varia conforme a escala espacial é de extrema importância em estudos aplicados ao manejo e conservação das comunidades biológicas.

O objetivo deste estudo foi verificar como a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos varia entre as diferentes escalas espaciais (dentro e entre as áreas úmidas) e entre diferentes tipos de habitats (mais complexos e menos complexos) em áreas úmidas intermitentes de altitude do Sul do Brasil com diferentes hidroperíodos ou regimes hidrológicos. Nossas hipóteses de trabalho são de que (1) a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos será diferente entre as escalas espaciais de estudo em áreas úmidas com diferentes hidroperíodos (b) a diversidade beta irá variar entre os diferentes tipos de habitats nas áreas úmidas.

Área de estudo

O bioma Mata Atlântica no sul do Brasil apresenta formações campestres denominadas Campos de Altitude do Planalto das Araucárias ou Campos de Cima da Serra. Estas áreas predominam em zonas de maior altitude, com cotas superiores a 800m. Nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina estes campos ocupam 1.374.000 hectares, correspondendo a cerca de 7,9 % dos 10,8 milhões de hectares de todos os campos destes Estados (Boldrini, 2002).

A paisagem da região dos Campos de Altitude é composta por mosaicos de campos entremeados por florestas, com formação de áreas alagadas e turfeiras com regime frequente de inundações (Ramsar, 2014). Essas áreas úmidas funcionam

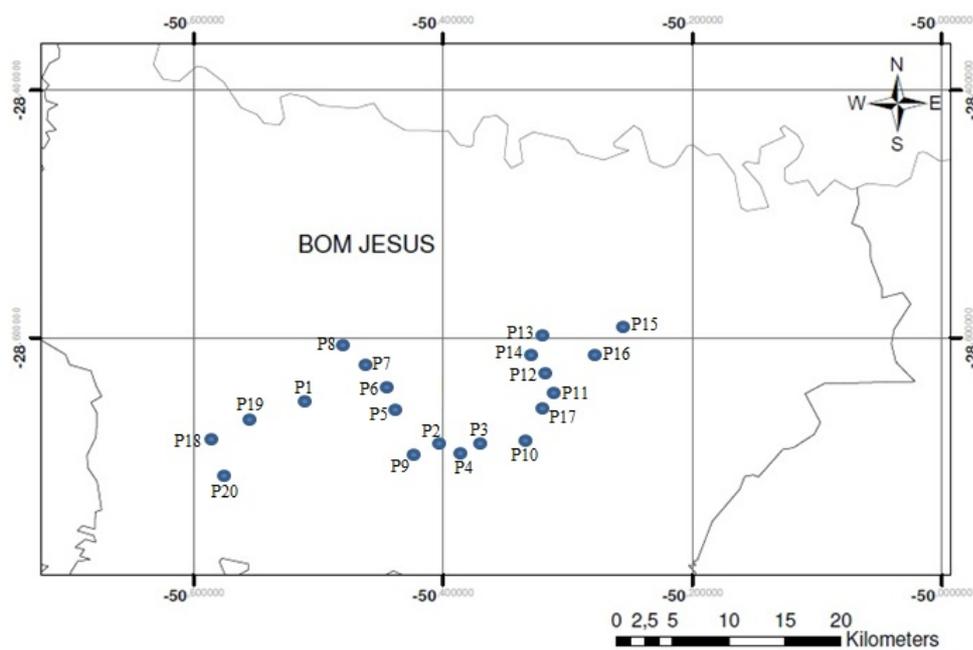
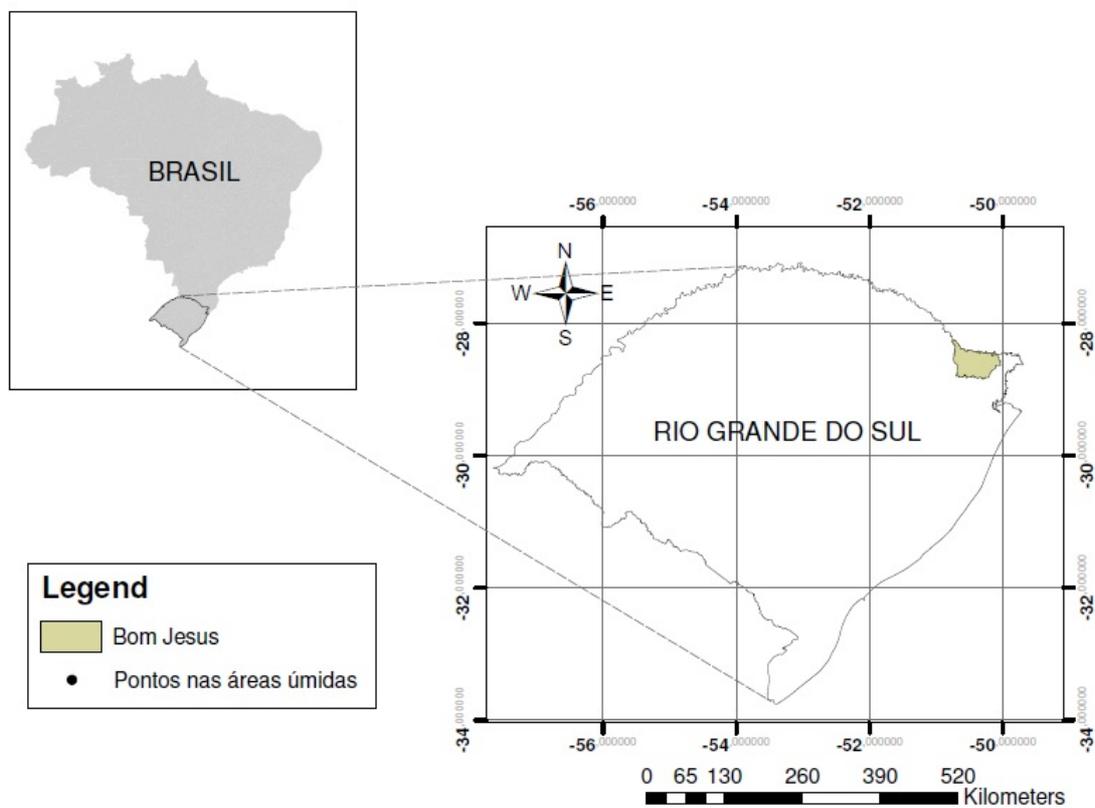
como uma interface entre o sistema terrestre e aquático, caracterizadas como zonas de transição ou ecótonos (Dodds & Whiles, 1958).

O município de Bom Jesus, RS, localiza-se no Nordeste do Estado do Rio Grande do Sul na latitude 28°40'04" sul e longitude 50°25'00" oeste, estando a uma altitude de 1.046 metros nos Campos de Cima da Serra. Possui uma área de 2.633,8 km² e sua população estimada em 2011 era de 11.809 habitantes. Suas principais atividades econômicas estão concentradas na pecuária e na agricultura (IBGE, 2013). A temperatura média anual é 16,3°C, e as temperaturas médias mensais variam entre 11,9 e 20,1°C. Durante o inverno, as temperaturas mínimas podem atingir valores negativos (mínima histórica de -8°C), A ocorrência média anual de geadas é de 22 dias, variando entre 21 e 27 dias. A precipitação média anual é de 1.826 mm, variando entre 2.139 e 1.714 mm e as médias mensais variam entre 112 e 180 mm (IBGE, 2013).

Amostragem

Neste estudo foram selecionadas vinte áreas úmidas localizadas nos Campos de Cima da Serra do Sul do Brasil, em uma área de aproximadamente 350 km² ao norte do município de Bom Jesus RS (Tabela 1, Figura 1). As áreas úmidas foram classificadas segundo a sua disponibilidade de habitat em diferentes níveis de complexidade estabelecidos por plantas aquáticas: habitats menos complexos dominados por *Luziola peruviana* (grama-boiadeira)(Anexos, foto 1) e habitats mais complexos dominados por turfeiras (Tabela 1) (Anexos, foto 2). Turfeiras são caracterizadas pela associação de diversas espécies de plantas aquáticas, dominadas pela briófita do gênero *Sphagnum* (MARCHI e MONTICELI, 1988), formando um emaranhado de plantas que reveste a superfície da água.

Figura 1. Áreas úmidas amostradas nos Campos de Cima da Serra, Bom Jesus RS.



As áreas úmidas foram selecionadas e classificadas em três categorias de hidroperíodos (Tabela 1): (1) áreas úmidas permanentes (áreas úmidas que não secavam e que a área inundada não reduzia mais que 50% ao longo do estudo)(anexos, foto 4); (2) áreas úmidas com hidroperíodo médio (áreas úmidas que por três meses entre final da primavera e meio do verão secaram e permaneceram com a área inundada reduzida entre 80-90%); (3) áreas úmidas intermitentes com hidroperíodo curto (áreas úmidas que por cinco meses entre final da primavera e início do outono secaram e permaneceram com a área inundada reduzida entre 70-90%) (anexos, foto 3). A classificação do hidroperíodo para as áreas úmidas estudadas foi realizada através de monitoramento mensal durante um período de 13 meses ao longo do estudo (setembro a outubro/2012).

Três coletas de macroinvertebrados foram realizadas nas áreas úmidas nos meses de setembro (final do inverno) e novembro (primavera) de 2012 e abril (outono) de 2013. Não foi realizada a amostragem da comunidade de macroinvertebrados durante o verão devido ao período de seca, característico da região nesta época do ano. Em cada área úmida e coleta foram realizadas quatro varreduras através de um puçá aquático (*frame dip-net*) de 30 cm de largura e malha de 250 µm de diâmetro. Cada amostra foi representada por uma varredura de 1 m, sendo a mesma fixada *in situ* com formaldeído a 10% e levada ao laboratório para triagem. Nas áreas úmidas com a presença de ambos os habitats com diferentes níveis de complexidade da vegetação aquática, foram realizadas duas varreduras em cada habitat (“menos complexo” e “mais “complexo”). Em áreas úmidas com um único tipo de habitat todas as quatro varreduras foram realizadas no mesmo hábitat.

No laboratório, as amostras foram lavadas com o auxílio de peneiras com malhas de 1 mm, 0,5 mm e 0,2 mm de diâmetro. Os macroinvertebrados foram triados e identificados até o menor nível taxonômico possível (gênero) com o auxílio de um estereomicroscópio. A identificação taxonômica foi baseada em bibliografias especializadas (MERRIT & CUMMINS, 1996; LOPRETTO & TELL, 1995; FERNANDÉZ & DOMÍNGUEZ, 2009).

Tabela 1 - Coordenadas geográficas (UTM SAD 69) da localização das vinte áreas úmidas, classificação quanto ao tipo de habitat e hidroperíodo.

Área úmida	Coordenadas UTM (SAD 69)	Classificação quanto ao habitat	Hidroperíodo
1	549328 E / 6832260 S	Ambos habitats	Médio
2	556551 E / 6830263 S	Menos Complexa	Médio
3	558091 E / 6830555 S	Ambos habitats	Longo
4	557456 E / 6831001 S	Ambos habitats	Longo
5	555447 E / 6832833 S	Menos Complexa	Longo
6	555067 E / 6833231 S	Menos Complexa	Longo
7	554410 E / 6833982 S	Ambos habitats	Curto
8	553759 E / 6835027 S	Ambos habitats	Médio
9	555646 E / 6830433 S	Ambos habitats	Médio
10	560288 E / 6830270 S	Ambos habitats	Médio
11	561642 E / 6832311 S	Menos Complexa	Curto
12	561863 E / 6833255 S	Menos Complexa	Longo
13	561461 E / 6834264 S	Ambos habitats	Curto
14	561600 E / 6833586 S	Mais Complexa	Longo
15	569594 E / 6836492 S	Mais Complexa	Curto
16	567098 E / 6834870 S	Menos Complexa	Curto
17	561969 E / 6831364 S	Mais Complexa	Longo
18	540006 E / 6830505 S	Menos Complexa	Curto
19	543096 E / 6831555 S	Menos Complexa	Longo
20	540854 E / 6827959 S	Menos Complexa	Médio

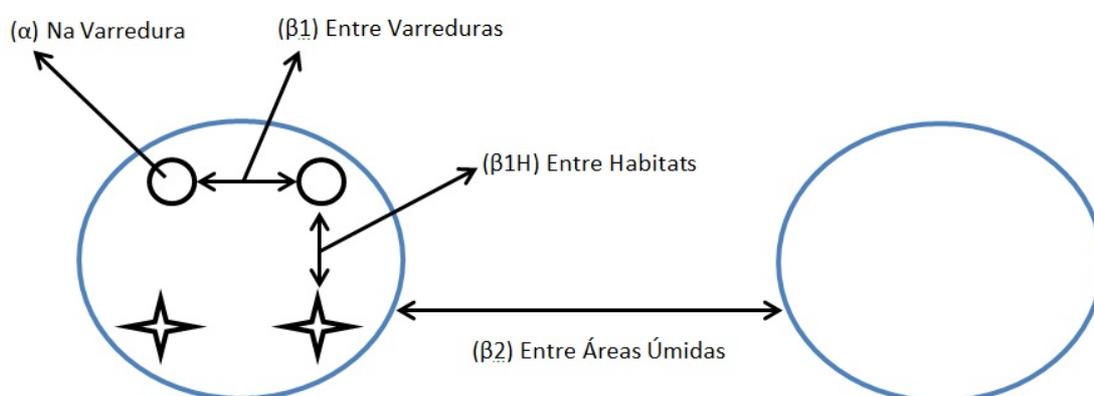
Análise de dados

Partições aditivas foram utilizadas para decompor a diversidade total da comunidade (diversidade regional) em componentes alfa e beta. No contexto deste estudo as diversidades alfa e beta mantiveram suas interpretações tradicionais como sendo a diversidade na unidade amostral (varredura) (α) e entre unidades amostrais (β) em uma dada escala, respectivamente. A diversidade total foi expressa como a soma da contribuição de cada componente ($\alpha+\beta$). A diversidade Beta consistiu em diferenças de riqueza entre as amostras. Partições restritas a cada tipo de habitat (mais complexo e menos complexo) e restritas às áreas úmidas com diferentes hidroperíodos (curto, médio e longo) foram realizadas, totalizando seis partições.

Análises de partições aditivas restritas às áreas úmidas com diferentes hidroperíodos também foram realizadas incluindo o tipo de habitat como um nível adicional no desenho hierárquico (β_1H). Além destes dois componentes beta

espaciais, esta análise incluiu a diferença na riqueza da comunidade entre os tipos de habitat. A diversidade total (γ) foi particionada na diversidade média (expressa em porcentagem) dentro da varredura (definida como a riqueza média por unidade amostral – α_1), entre varreduras (representada pela diferença de táxons coletados nas réplicas entre varreduras – β_1), entre habitats (β_{1H}) e entre as áreas úmidas (β_2), conforme Figura 2.

Figura 2 - Desenho esquemático onde o tipo de habitat é incluído como um nível adicional no desenho hierárquico da partição aditiva.



As análises foram realizadas usando o programa PARTITION (VEECH & CRIST, 2007), com o modelo nulo tipo 1. O modelo tipo I consiste de aleatorização na alocação dos indivíduos entre todas as unidades amostrais coletadas no estudo. Este procedimento randomiza indivíduos e táxons simultaneamente para todos os níveis hierárquicos. O processo de randomização foi repetido 10.000 vezes para obter as distribuições nulas das diversidades alfa e beta para cada nível hierárquico. As probabilidades obtidas dos testes de randomização podem ser interpretadas como valores de p nas escalas tradicionais de significância (MANLY, 1997). A significância estatística foi avaliada pela proporção (valor de p) de valores nulos que são maiores (ou menores) que o esperado. A hipótese nula foi testada pela determinação com que frequência um valor maior do que o observado foi obtido nas aleatorizações. Se isto ocorrer em menos de 5% ou mais de 95% das aleatorizações (<50 ou > 950 vezes em 1000 aleatorizações), assume-se que o valor observado foi significativamente diferente do que o esperado (GOTELLI & GRAVES, 1996). O valor de $p < 0,05$ indica que a diversidade observada é significativamente maior do

que o esperado sob o modelo nulo, e da mesma forma, o valor de $p > 0,95$ indica que a diversidade observada é significativamente inferior do que o esperado. O desenho amostral foi desbalanceado na análise da partição aditiva porque as amostras na maior escala espacial (áreas úmidas) não continham o mesmo número de sub-amostras da escala espacial intermediária (tipo de habitat). O desenho amostral é balanceado quando cada amostra a nível J contém o mesmo número de amostras no nível $J-1$, ou seja, na sub-amostra.

Resultados

Um total de 27.884 indivíduos distribuídos em 44 famílias e 52 gêneros de macroinvertebrados aquáticos foi coletado (Tabela 2). A classe Insecta foi representada por 20.425 indivíduos (73,24% do total), e 38 famílias e 49 gêneros identificados. A classe Malacostraca foi representada por 4.347 indivíduos (15,58% do total) e uma família (Dogielinotidae). As famílias com maior número de indivíduos foram Chironomidae (7.967 indivíduos), Dogielinotidae (4.347 indivíduos) e Baetidae (1.941 indivíduos) (Tabela 2). Dentre os quironomídeos, a subfamília Chironominae foi representada por 5.704 indivíduos e a subfamília Orthocladiinae por 1.877 indivíduos. *Hyalella* e *Callibaetis* foram os únicos gêneros pertencentes às famílias Dogielinotidae e Baetidae, respectivamente. O gênero *Neoplea* (Pleidae) e a Classe Oligochaeta também foram bastante representativos nas áreas úmidas estudadas, sendo representados por 1.024 e 1.014 indivíduos, respectivamente (Tabela 2). Os táxons com maior frequência, coletados nas 20 áreas úmidas dos três períodos de amostragem são Oligochaeta, Chironominae, *Laccophilus* e *Sigara*. Os táxons com menor representatividade foram Gelastocoridae, Elmidae, *Mesovelgia*, *Oecetis* e *Polycentropus* com apenas um indivíduo coletado durante os períodos de coleta, seguidos por *Ranatra* (dois indivíduos), *Hydrometra* (quatro indivíduos) e Tipulidae (sete indivíduos).

Nos habitats “mais complexos” foram amostrados 13.337 indivíduos pertencentes a 50 táxons. Nesse habitat, a distribuição dos indivíduos nos hidroperíodo curto, médio e longo foi de 5.150 (50 táxons), 2.575 (48 táxons) e 5.612 (47 táxons), respectivamente. Já nos habitats “menos complexos” foram amostrados

14.547 indivíduos pertencentes a 56 táxons. Nesse habitat, a distribuição dos indivíduos nos hidroperíodo curto, médio e longo foi de 2.939 (49 táxons), 5.152 (56 táxons) e 6.456 (53 táxons) respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2 - Composição e abundância dos táxons de macroinvertebrados aquáticos coletados por tipo de habitat e hidroperíodo.

Ordem	Família	Gênero	Mais complexo			Menos complexo			TOTAL
			Curto	Médio	Longo	Curto	Médio	Longo	
Odonata	Aeshnidae	<i>Aeshna</i>	22	3	3	6	12	25	71
		<i>Anax</i>	5	0	0	7	8	10	30
		<i>Coryphaeschna</i>	4	0	0	0	6	1	11
	Coenagrionidae	<i>Acanthagrion</i>	0	2	13	0	1	94	110
		<i>Ischnura</i>	4	22	43	3	20	320	412
	Lestidae	<i>Lestes</i>	5	0	0	81	0	2	88
	Libellulidae	<i>Erythemis</i>	0	0	0	0	2	9	11
		<i>Erythrodiplax</i>	4	2	16	0	6	62	90
		<i>Micrathyria</i>	0	0	5	0	2	25	32
		<i>Tramea</i>	0	0	0	0	0	11	11
Hemiptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	31	24	69	68	24	77	293
	Corixidae	<i>Sigara</i>	57	76	268	226	222	137	986
	Gelastocoridae	N.I.	1	0	0	0	0	0	1
	Hydrometridae	<i>Hydrometra</i>	2	0	1	1	0	0	4
	Mesovellidae	<i>Mesovelia</i>	1	0	0	0	0	0	1
	Naucoridae	<i>Ambrysus</i>	6	21	10	0	20	8	65
	Nepidae	<i>Ranatra</i>	1	0	0	1	0	0	2
	Notonectidae	<i>Buenoa</i>	8	32	10	58	49	32	189
		<i>Notonecta</i>	0	2	0	23	8	0	33
	Pleidae	<i>Neoplea</i>	457	76	142	39	112	198	1.024
Vellidae	<i>Rhagovelia</i>	23	4	5	8	7	41	88	

Tabela 2 - Cont.

Ordem	Família	Gênero	Mais complexo			Menos complexo			TOTAL
			Curto	Médio	Longo	Curto	Médio	Longo	
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Callibaetis</i>	153	93	864	150	240	441	1.941
	Caenidae	<i>Caenis</i>	3	1	20	0	5	199	228
Diptera	Ceratopogonidae	N.I.	104	84	94	9	95	305	691
	Chironomidae	Tanypodinae	45	25	114	0	114	88	386
		Chironominae	444	457	1055	455	1141	2152	5.704
		Orthocladiinae	148	106	335	174	399	715	1.877
	Chaoboridae	N.I.	0	0	132	0	15	0	147
	Culicidae	<i>Aedes</i>	31	2	3	20	12	12	80
		<i>Anopheles</i>	0	2	1	10	4	3	20
		<i>Culex</i>	95	13	55	130	37	66	396
	Ephydriidae	N.I.	8	1	11	3	3	15	41
	Tabanidae	<i>Tabanus</i>	0	4	0	1	1	8	14
Tipulidae	N.I.	3	0	3	1	0	0	7	
Coleoptera	Curculionidae	<i>Lissorhoptrus</i>	111	87	81	171	177	90	717
	Dytiscidae	<i>Bidessonotus</i>	160	86	69	86	127	99	627
		<i>Celina</i>	2	11	0	0	6	1	20
		<i>Laccophilus</i>	113	40	160	83	88	72	556
		<i>Thermonectus</i>	9	4	10	6	4	6	39
	Elmidae	N.I.	0	0	0	0	1	0	1
	Gyrinidae	<i>Gyrinus</i>	0	0	0	0	0	5	5
	Haliplidae	<i>Haliplus</i>	1	2	0	6	22	0	31
	Hydrophilidae	<i>Berosus</i>	79	44	47	37	75	71	353
		<i>Enochrus</i>	0	2	3	0	10	7	22
<i>Helochaeres</i>		175	48	14	106	74	77	494	
<i>Tropisternus</i>		8	5	2	7	13	11	46	

Tabela 2 - Cont.

Ordem	Família	Gênero	Mais complexo			Menos complexo			TOTAL
			Curto	Médio	Longo	Curto	Médio	Longo	
Coleoptera	Noteridae	<i>Hydrocanthus</i>	412	99	75	5	110	21	722
		<i>Pronoterus</i>	228	26	67	3	30	10	364
		<i>Suphis</i>	37	5	10	0	11	3	66
		<i>Suphisellus</i>	115	10	21	6	94	12	258
	Ptilodactylidae	<i>Ptilodactyla</i>	0	1	0	3	1	0	5
	Scirtidae	<i>Scirtes</i>	201	48	3	14	25	4	295
	Staphylinidae	N.I.	3	3	18	4	5	6	39
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	6	30	289	8	41	172	546
		<i>Neotrichia</i>	0	4	34	0	8	28	74
	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	0	0	0	0	0	3	3
		<i>Oecetis</i>	0	0	0	0	1	0	1
	Limnephilidae	<i>Antarctoecia</i>	7	0	0	9	0	0	16
	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	0	0	0	1	0	0	1
Lepidoptera	Pyalidae	N.I.	13	0	6	0	1	9	29
Amphipoda	Dogielinotidae	<i>Hyalella</i>	1385	622	789	248	1119	184	4.347
Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	N.I.	260	25	154	124	58	195	816
	Hirudinidae	N.I.	62	20	72	31	41	37	263
Basommatophora	Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>	38	179	138	49	98	19	521
Tubificida	N.I.	N.I.	47	94	156	166	304	247	1.014
Unionoida	Hyriidae	N.I.	13	8	122	0	39	11	193
Anostraca	Thamnocephalidae	<i>Dendrocephalus</i>	0	20	0	292	4	0	316
TOTAL			5.150	2.575	5.612	2.939	5.152	6.456	27.884

Para as partições aditivas realizadas considerando-se apenas as varreduras realizadas no habitat “mais complexo” os componentes α foram menores que o esperado ($p > 0,95$) para todos os diferentes tipos de hidroperíodo das áreas úmidas, (Figura 3). Os componentes β_1 foram maiores que o esperado ($p > 0,05$) nas áreas úmidas, com exceção das varreduras realizadas nas áreas úmidas com hidroperíodo longo ($p = 0,762$), que não diferiram do acaso. As diversidades β_2 foram maiores que o esperado ($p < 0,05$) nas áreas úmidas de hidroperíodo curto, médio e longo (Figura 3). A porcentagem de contribuição de cada componente para o total da diversidade (γ), por hidroperíodo, pode ser visualizada na Figura 3.

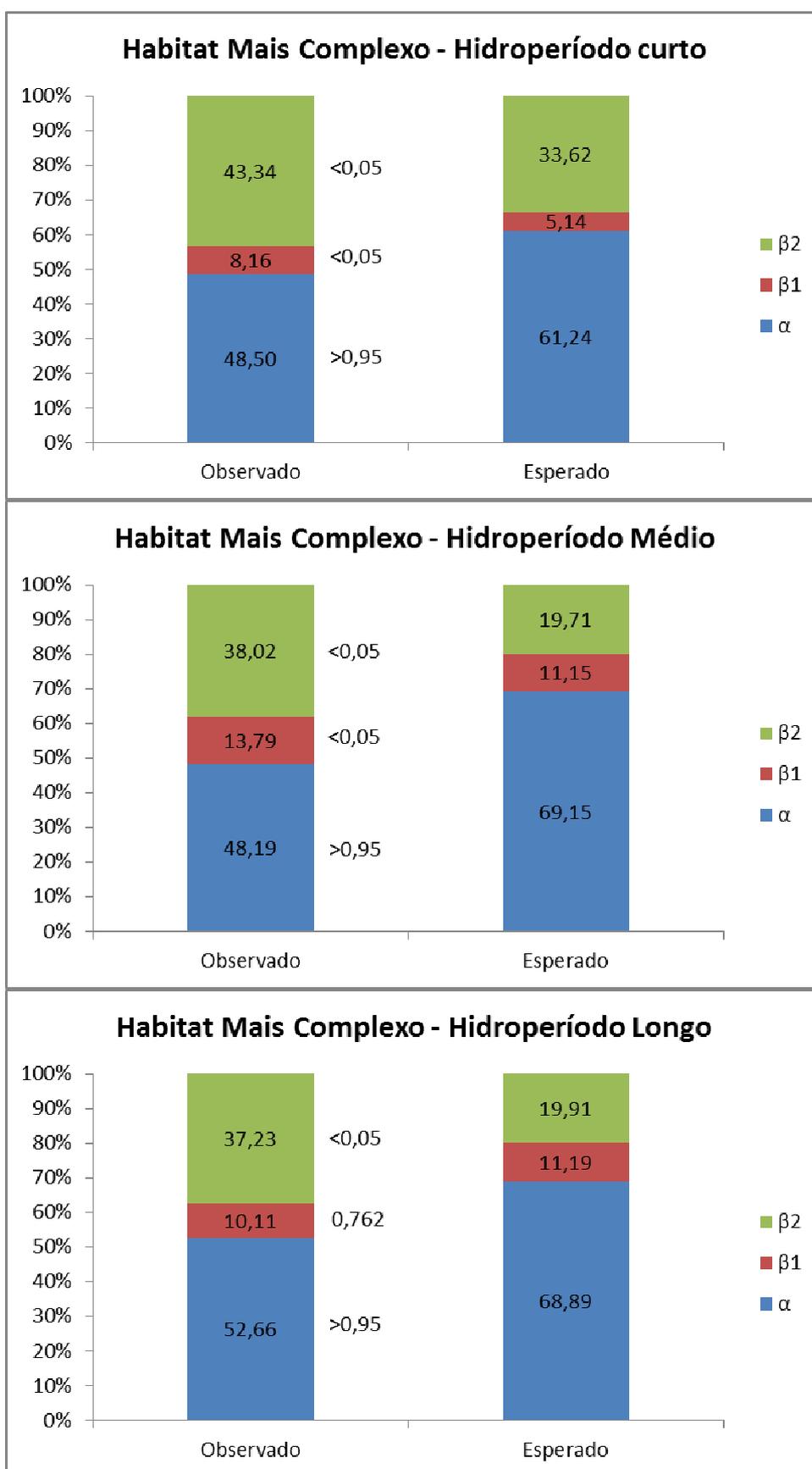


Figura 3. Diversidade esperada e observada particionada em componente alfa e dois betas, expressada como porcentagem da riqueza total para as varreduras realizadas nos habitats “Mais Complexo” para as lagoas com diferentes tipos de hidroperíodo.

Para as partições aditivas realizadas considerando-se apenas as varreduras realizadas no habitat “menos complexo”, as diversidades α foram menores que o esperado ($p > 0,95$) para todos os diferentes tipos de hidroperíodo, (Figura 4). As diversidades β_1 foram menores que o esperado ($p > 0,95$) nas áreas úmidas, com exceção das varreduras realizadas nas áreas úmidas com hidroperíodo longo ($p = 0,792$), que não diferiram do acaso. As diversidades β_2 foram maiores que o esperado ($p < 0,05$) em todas as áreas úmidas (Figura 4). A porcentagem de contribuição de cada componente para o total da diversidade (γ) pode ser visualizada na Figura 4.

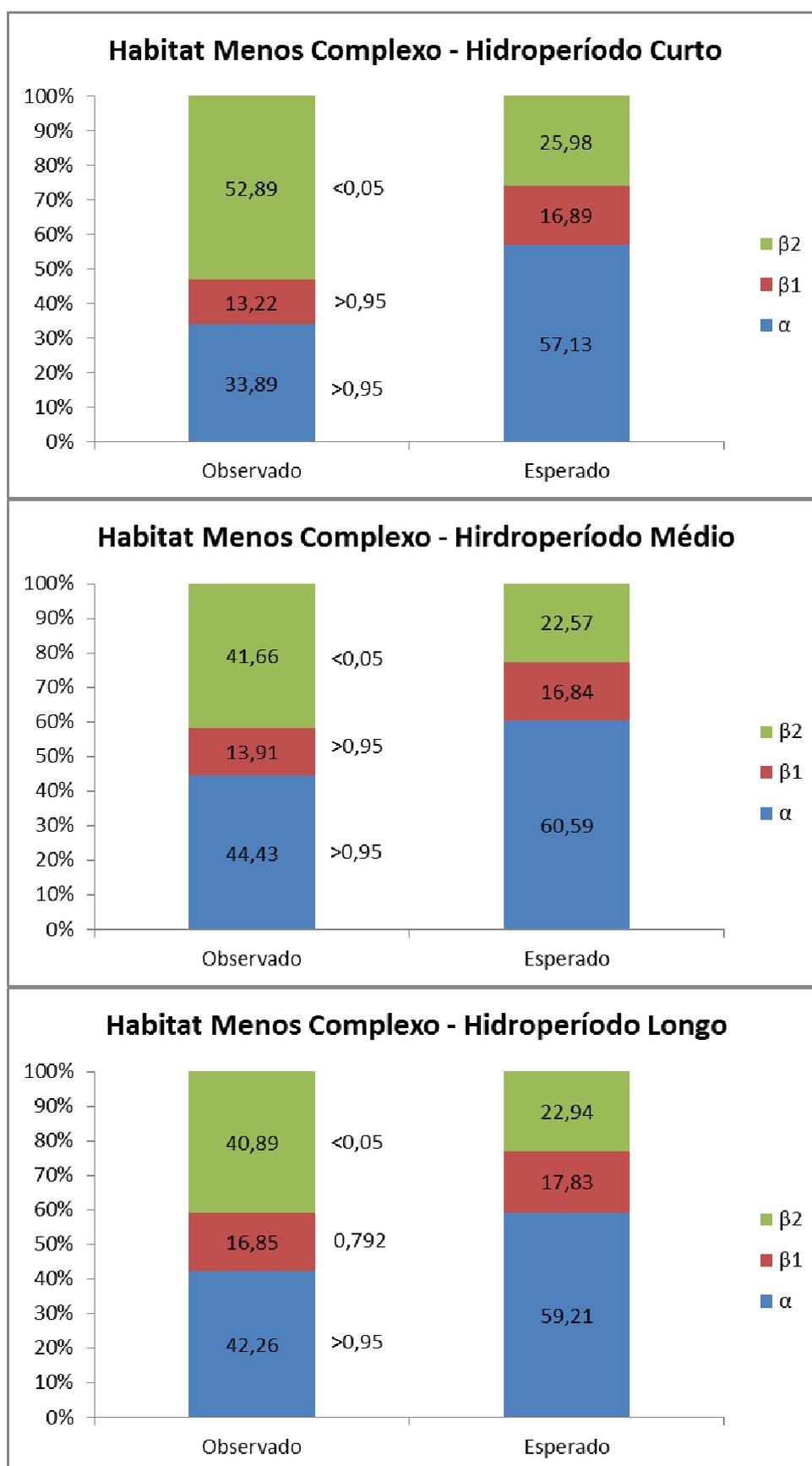


Figura 4 - Diversidade esperada e observada particionada em componente alfa e dois betas, expressada como porcentagem da riqueza total para as varreduras realizadas nos habitats Menos Complexos para as lagoas com diferentes tipos de hidroperíodo.

Para as partições aditivas que consideraram o efeito do habitat, as diversidades α foram significativamente menores que as esperadas ($p > 0,95$) para cada tipo de hidroperíodo das áreas úmidas. A diversidade β_1 para as áreas úmidas com hidroperíodo médio foi menor que a esperada ($p > 0,95$). A diversidade β_1 não diferiu do acaso para as áreas úmidas com hidroperíodo curto ($p = 0,907$) e longo ($p = 0,911$). A diversidade β_{1H} para as varreduras realizadas nas lagoas com hidroperíodo curto foi menor que a esperada ao acaso ($p > 0,95$). O componente β_{1H} não diferiu do acaso para as áreas úmidas com hidroperíodo médio ($p = 0,808$) e longo ($p = 0,55$). Os componentes β_2 foram maiores que o esperado ao acaso ($p < 0,05$) para os três hidroperíodos. As porcentagens de contribuição de cada componente para o total da diversidade, para cada tipo de hidroperíodo, pode ser visualizada na Figura 5.

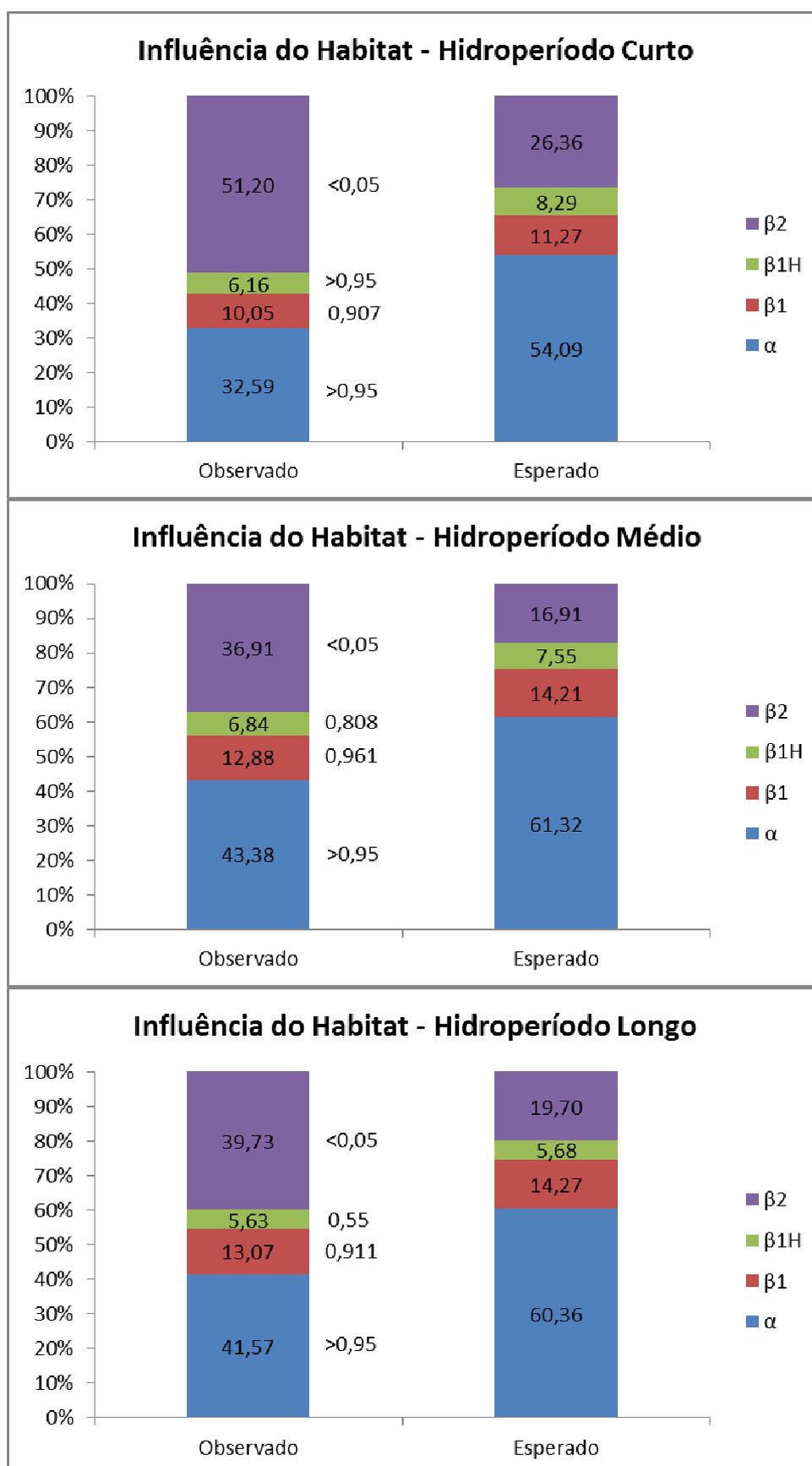


Figura 5 - Diversidade esperada e observada particionada em componente alfa e três betas, expressada como porcentagem da riqueza total para as varreduras realizadas levando-se em conta o efeito do habitat nas lagoas com diferentes tipos de hidroperíodo.

Discussão

Nossos resultados mostraram que as diversidades alfa (α) observadas foram menores que as diversidades esperadas, tanto nas partições realizadas nos habitats menos complexos, mais complexos e nas partições com influência do habitat. Além disso, as porcentagens de contribuições relativas dos componentes alfa foram sempre menores que as contribuições dos componentes betas somados, com exceção das varreduras realizadas nos habitats menos complexos com hidroperíodo longo, onde porcentagem de contribuição relativa do componente alfa foi maior que a contribuição relativa dos componentes beta somados. A porcentagem de contribuição relativa do componente da diversidade alfa foi de 52,66%. Estes resultados podem indicar uma agregação elevada entre os táxons de macroinvertebrados em uma escala espacial maior e sua capacidade de relação (interações) com a diversidade local (HEINO *et al.*, 2003). Com o aumento da extensão do gradiente ambiental (escala espacial), espera-se encontrar uma variação cada vez maior na composição de espécies, pois este gradiente mais amplo tende a aumentar a filtragem ambiental (PANDIT *et al.*, 2009; HEINO *et al.*, 2015). Este padrão pode ser resultado de características abióticas similares ou interações abióticas, como competição e predação, entre as áreas úmidas, tais fatores sendo mais importantes para descrever a diversidade beta entre as áreas úmidas (PATRICK, 2014; ÁVILA *et al.*, 2011). Em áreas úmidas do sul do Brasil, as características abióticas similares ou interações bióticas, como competição e predação, foram importantes para descrever a diversidade beta entre as áreas úmidas (ÁVILA *et al.*, 2011).

A diversidade de macroinvertebrados na escala β_1 (entre varreduras) foi diferente entre os habitats “mais complexos” e “menos complexos” nas áreas úmidas com hidroperíodos curto e médio. Enquanto que nos habitats “mais complexos” a diversidade foi maior que a esperada, nos habitats menos complexos a diversidade

foi menor que a esperada. A complexidade do habitat é considerada um dos principais determinantes da diversidade biológica (TOKESHI & ARAKAKI, 2012). Diversos fatores são considerados importantes para explicar a diversidade β . A “hipótese da heterogeneidade do ambiente” (SIMPSON, 1949; MACARTHUR & WILSON, 1967) sugere que condições ambientais mais heterogêneas fornecem mais nichos e mais formas de explorar os recursos, aumentando a diversidade (TEWS et al. 2004). A heterogeneidade ambiental proporcionada pelas macrófitas aquáticas é considerada um forte determinante na variação de composição de invertebrados aquáticos entre áreas úmidas (STENERT et al, 2008). Vários estudos sugeriram que a complexidade de habitat promovido pela comunidade de macrófitas influencia a comunidade de macroinvertebrados aquáticos (HEINO 2000; OERTLI et al. 2002; STENERT & MALTCHIK 2007; STENERT et al. 2008; THOMAZ et al. 2008).

Nossos resultados mostraram que as espécies de plantas que caracterizam o habitat mais complexo promovem uma complexidade estrutural maior daquela promovida pelo habitat “menos complexos”. Bini *et al.* (2014) verificaram que, além da heterogeneidade ambiental, a produtividade pode ter importância na diversidade beta de macroinvertebrados em ecossistemas lóticos norte-americanos. A explicação para uma relação positiva entre produtividade e diversidade beta provavelmente se baseia em evidências da maior estocasticidade na composição das comunidades locais (o que gera maior diversidade beta) em comunidades mais produtivas (CHASE, 2010; BINI et al. 2014).

Os altos valores de contribuição do componente β_2 , tanto nos habitats “menos complexos” quanto nos habitats “mais complexos”, independente do hidroperíodo avaliado, foram sempre maiores que o esperado. Estes resultados indicaram uma adição de espécies maior entre as áreas úmidas, independente do hidroperíodo. Existem estudos que mostraram que processos regionais exercem grande controle sobre a riqueza local, sugerindo uma forte dissimilaridade na composição da comunidade entre as lagoas estudadas (RICOTTA & BURRASCANO, 2008). Esta dissimilaridade pode ser explicada pela ação de filtros ambientais. Em ambientes lóticos, a variação na composição da comunidade entre as áreas (regional) segue um padrão aninhado, i.e, locais com baixa diversidade suportam um conjunto de táxons de diferentes locais. Apesar desta forte influência

regional, filtros ambientais atuando em escala regional eventualmente podem determinar o quão larga é a porção de espécies regional que prevalece em uma escala local (RICOTTA & BURRASCANO, 2008; HEINO *et al.*, 2015).

Quando o tipo de habitat foi considerado como um nível adicional do desenho hierárquico nas áreas úmidas com diferentes tipos de hidroperíodo, os resultados mostraram que os componentes alfa (α) são menores que os esperados e que os componentes β_2 são maiores que o esperado. Existe uma baixa contribuição do tipo do habitat no incremento de espécies ou da variação da diversidade na comunidade. A diversidade beta é maior entre as áreas úmidas (escala regional) do que entre habitats de uma mesma área úmida, independente do hidroperíodo, indicando assim forte influência de fatores regionais na composição de espécies.

O aumento da escala espacial também aumenta a força de filtros ambientais agindo sobre as comunidades, sendo encontrada uma variação cada vez maior na composição de espécies (HEINO *et al.*, 2015). Um destes filtros agindo sobre a comunidade pode estar relacionado com a taxa de dispersão das espécies, já que estas taxas estão diretamente relacionadas com as escalas regionais estudadas (COTTENIE, 2005). As comunidades de macroinvertebrados possuem uma grande capacidade de dispersão. Em especial os insetos, pelo seu modo de dispersão ativa, possibilitam uma maior similaridade na composição de espécies desse grupo entre áreas úmidas (VAN DE MEUTTER *et al.* 2007). Brown & Swan (2010) e Heino *et al.* (2012) conduziram estudos com macroinvertebrados em uma escala espacial similar (até 100 Km) e observaram uma similaridade na composição de espécies em nível regional e atribuíram a possibilidade de que a escala espacial estudada era pequena para detectar algum efeito limitador na dispersão destes organismos.

Os altos valores dos componentes β_2 , tanto para os habitats mais complexos e menos complexos, sugerem uma dissimilaridade na composição da comunidade entre áreas úmidas. Os valores de β_2 nas áreas úmidas com hidroperíodo mais curto são mais elevados que os valores nas lagoas com hidroperíodo médio e longo. Este padrão pode ser observado também quando o tipo de habitat foi inserido como um nível adicional do desenho hierárquico. Estudos sugerem que o hidroperíodo é um dos fatores que influencia a estrutura da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas (WILLIAMS, 2006; TAVERNINI, 2008). Áreas úmidas com alto grau de intermitência criam habitats distintos para suportar espécies ou

grandes populações de espécies que não são encontradas em outros tipos de habitat (CORREA-ARANEDA *et al.*, 2014). Vários estudos tem investigado que fatores abióticos e também bióticos influenciam a composição e distribuição da fauna nestas lagoas. Áreas úmidas que permanecem secas por mais tempo causam um efeito de stress sobre a biota, agindo como um filtro, que podem suportar espécies com uma história de vida mais curta, sendo o hidroperíodo uma barreira de colonização para espécies com habito de vida mais longo. (GHOSN *et al.*, 2010).

Assim, a importância relativa do componente beta de diversidade pode mudar dependendo da escala de estudo. Entender e conhecer essa dependência da escala da diversidade particionada de macroinvertebrados é fundamental para aplicações de manejo racional e planos de conservação em áreas úmidas de altitude. Legendre *et al.* (2005) afirmaram que o estudo da diversidade beta em suas variadas formas é fundamental para o entendimento do funcionamento de ecossistemas, para a conservação de biodiversidade e para o manejo de paisagens. Atualmente, todos esses tópicos são de grande importância no estudo de áreas úmidas, tendo em vista a crescente ameaça imposta à integridade desses ecossistemas pelas múltiplas atividades humanas.

Referências bibliográficas

Attrill, M. J.; Strong, J.A. & Rowden, A.A (2000) Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? **Ecography** **23**: 114–121.

Ávila, A., Stenert, C. & Maltchik, L. (2011). Partitioning Macroinvertebrate Diversity Across Different Spatial Scales in Southern Brazil Coastal Wetlands. **Wetlands** **31(3)**: 459-469.

Bini, L.M.; Landeiro, V.L.; Padial, A.A.; Siqueira, T. & Heino, J. (2014). Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. **Ecology** **95**: 1569-1578.

Boldrini, I.I. (2002). Campos sulinos: caracterização e biodiversidade. *In*: Araújo, E.L.; Noura, A.N.; Sampaio, E.V.S.B.; Gestinari, L.M.S. & Carneiro J.M.T. (eds.). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil**. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco. p. 95-97.

Brown, B.L. & Swan, C.M. (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. **Journal of Animal Ecology** **79**: 571–580.

Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. **Science** **328**: 1388–1391.

Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N.R. & Lake, P.S. (2010) Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: the importance of knowing the relative contributions of alpha and beta diversity. **Diversity and Distributions** **16**: 725–736.

Correa-Araneda, F.; Díaz, M.E.; Ovalle, K.; Encina-Montoya, F. Urrutia, R.; Figueroa, R. (2014) Benthic macroinvertebrate community patterns of Mediterranean forested wetlands and their relation to changes in the Hydroperiod. **Limnetica** **33(2)**: 361–373.

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters** **8**:1175-1182.

Crowder, L. B., McCollum, E.W & Martin, T.H. (1998) Changing perspectives on food web interactions in lake littoral zones. *In*: Jeppensen, E., M. Sondegaard, M.Sondegaard & K. Christoffersen (eds), **The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes**. Springer, Berlin:240–249.

Dibble, E. D. & Thomaz, S.M. (2009) Use of fractal dimension to assess habitat complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. **Journal of Freshwater Ecology** **24**: 93–102.

Dodds, W.K. & Whiles, M.R. (1958). **Freshwater ecology: concepts, and environmental applications of limnology**. Elsevier Academic Press Publications. 832 p.

Fernández, H.R. & Domínguez, E. (Eds.) (2009). **Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos**. Tucumán. Editorial Universitaria de Tucumán.

Genkai-Kato, M. (2007) Macrophyte refuges, prey behavior and trophic interactions: consequences for lake water clarity. **Ecology Letters** **10**: 105–114.

Ghosn, D; Ioannis, N.; Kazakis, G.; Dimitriou, E. et al (2010). Ecological changes in the highest temporary pond of western Crete (Greece): past, present and future. **Hydrobiologia** **648**: 3-18.

Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996) **Null Models in Ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Heino, J. (2000) Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. **Hydrobiologia** **418**: 229–242.

Heino, J., Muotka, T., Paavola, R. (2003) Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. **Journal of Animal Ecology** **72**: 425-434.

Heino, J.; Grönroos, M.; Soininen, J.; Virtanen, R. & Muotka T. (2012) Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. **Oikos**, **121**: 537–544.

Heino, J.; Melo, A.S. & Bini, L. (2015) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology** **60**: 223–235

Heino, J.; Muotka, T., Paavola, R. (2003) Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. **Journal of Animal Ecology** **72**: 425-434.

IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2013) **Atlas nacional do Brasil**. 3. ed. Rio de Janeiro: IBGE, 262 p.

Johnson R.K. & Goedkoop, W. (2002) Littoral macroinvertebrate communities: spatial scale and ecological relationships. **Freshwater Biology** **47**: 1840–1854.

Johnson, R.K., Goedkoop, W. & Sandin, L. (2004) Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes. **Freshwater Biology** **49**: 1179–1194.

Kelaher, B. P. & Castilla, J.C. (2005) **Habitat characteristics influence macrofaunal communities in coralline turf more than mesoscale upwelling on the coast of Northern Chile**. Estuarine Coastal and Shelf Science 63: 155–165.

Kovalenko, K.E.; Thomaz, S.M. & Warfe, D.M. (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. **Hydrobiologia** **685**: 1–17.

Kurimoto, M. & Tokeshi M. (2010) Variation on a theme of herbivory: Corallina-hermit crab relationship on a temperate-subtropical rocky shore. **Oikos** **119**: 1401-1408.

Legendre, P.; Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs** **74 (4)**: 435-450.

Ligeiro, R.; Moretti, M.S., Gonçalves, J.F. & Callisto, M. (2010) What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? **Hydrobiologia** **654(1)**: 125-136

Lopretto, E.C. & Tell, G. 1995. **Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su estudio**. Ediciones Sur, La Prata. Tomos I-III.

Loreau, M; Mouquet, N & Gonzalez, A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **100(22)**: 12765-12770.

MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton.

MacArthur, R.H & MacArthur, J.W. (1961) On bird species diversity. **Ecology 42**: 594-598.

Manly BFJ (1997) **Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology**. Chapman and Hall, New York.

Marchi, A.J. & Monticeli, J.J. (1988) Pesquisa, Produção e utilização de Turfa - Experiências atuais. *In: Congresso Brasileiro de Geologia*, 1988, Belém. Anais..., Belém, SBG, v.6, 2528-2542.

Matias, M. G.; Underwood, A.J.; Hochuli, D.F. & Coleman, R.A. (2010) Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic invertebrates. **Ecology 91**: 1908–1915.

Merrit, R.W. & Cummins, K.W. (1996) **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. 3^a ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa.

Minshall, G. W. (1988) Stream ecosystem theory: a global perspective. **Journal of the North American Benthological Society 7**: 263–288.

Mitsch, W. J. & Gosselink, J. G. (2000) **Wetlands**. John Wiley & Sons, New York.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source–sink metacommunities. **American Naturalist 162**: 544–557.

Oertli B, Joey Da, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne JB (2002) Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. **Biological Conservation 104**: 59–70.

Pandit, S.N.; Kolasa, J.; Cottenie, K. (2009) Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework . **Ecology 90(8)**: 2253-2262.

Patrick, C.J. (2014) Macroinvertebrate communities of ecotones between the boundaries of streams, wetlands, and lakes. **Fundamental and Applied Limnology 185 (3-4)**: 223-233.

Poff, N.L.; Allan, J.D.; Bain, M.B.; Karr, J.R.; Prestegard, K.L et al. (1997) The Natural Flow Regime. **BioScience 47(11)**: 769-784.

RAMSAR. 2012. **Classification for wetland type maintained by convention on wetlands**. Disponível em:<http://www.ramsar.org/ris/key_ris_types.htm>

Ricotta, C. & Burrascano, S. (2008) Beta diversity for functional ecology. **Preslia 80**: 1 – 20.

Robson, B. J.; Hogan, M. & Forrester, T. (2005) Hierarchical patterns of invertebrate assemblage structure in stony upland streams change with time and flow permanence. **Freshwater Biology 50**: 944–953.

Simpson E. H. (1949). Measurement of diversity. **Nature 163**: 688-688.

Spencer, M. & Blaustein, L. (2001) Hatching responses of temporary pool invertebrates to signals of environmental quality. *Israel Journal of Zoology* **47**: 397–417.

Stendera, S.E.S. & Johnson, R.K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple scales. *Freshwater Biology* **50**: 1360–1375.

Stenert C, Bacca RC, Mostardeiro CC, Maltchik L (2008) Environmental predictors of macroinvertebrate communities in coastal wetlands of southern Brazil. *Marine and Freshwater Research* **59**: 540–548.

Stenert, C. & Maltchik, L. (2007) Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. *Marine and Freshwater Research* **58**: 993–1001.

Tavernini, S. (2008) Seasonal and inter-annual zooplankton dynamics in temporary pools with different hydroperiods. *Limnologia* **38**: 63–75.

Tews J., Moloney K. & Jeltsch F. (2004) Modeling seed dispersal in a variable environment: a case study of the fleshy-fruited savanna shrub *Grewia flava*. *Ecological modeling* **175**: 65-76.

Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J, Bini LM (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* **53**: 358–367.

Tilman, D. Isbell, F. & Cowles, J.M. (2014) Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **45**:471-493.

Tokeshi, M. & Arakaki, S. (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* **685**: 27-47.

Van De Meutter, F.; De Meester, L. & Stoks, R. (2007) Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology* **88** (7): 1687-1695.

Vanschoenwinkel, B.; Hulsmans, A.; De Roeck, E.R., De Vries, C.; Seaman, M.; Brendonck, L. (2009) Community structure in temporary freshwater pools: disentangling effects of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biology* **54**: 1487–1500.

Veech JA & Crist TO (2007) **Partition: Software for Hierarchical Additive Partitioning of Species Diversity**, Version 2.0.

Warfe, D. M. & Barmuta, L.A. (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* **150**: 141–154.

Waterkeyn, A.; Grillas, E.R.M.; DeRoeck, L.; Boven, L.; Brendonck, L. (2009). Assemblage structure and dynamics of large branchiopods in Mediterranean temporary wetlands: Patterns and processes. *Freshwater Biology* **54**: 1256–127

Wellborn, G.A.; Skelly, D.K.; Werner, E.E. (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual Review of Ecology and Systematics 27**: 337–363.

Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs 30**: 407–407.

Williams, D.D. (2006) **The biology of temporary waters**. Oxford University Press, Oxford.

Worm, B.; Barbier, E.B.; Beaumont, N.; Duffy, J.E.; Folke, C.; Halpern, B.S.; Jackson, J.B.C.; Lotze, H.K.; Michelli, F.; Palumbi, S.R. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. **Science 314**: 787–790

Zimmer, K.D.; Hanson, M.A.; Butler, M.G. (2000) Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: a multivariate approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 76–85.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho sugere que a composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos de áreas úmidas intermitentes de altitude do sul do Brasil não está estruturada espacialmente e que os fatores locais também não influenciam a composição da comunidade, independente do modo de dispersão dos organismos (ativos ou passivos). Os resultados mostraram um importante papel quanto ao modo de dispersão nestas comunidades. A comunidade amostrada não está encontrando barreiras que impeça sua dispersão por toda a área de estudo. Estas altas taxas de dispersão vem causando a homogeneização das comunidades, onde os organismos podem dispersar por todos os habitats disponíveis e apenas os competidores mais aptos irão se estabelecer.

O presente estudo também constatou uma agregação elevada entre os táxons de macroinvertebrados em uma escala espacial maior (regional), independente do hidroperíodo. Também existe uma baixa contribuição do tipo do habitat no incremento de espécies ou da variação da diversidade na comunidade. A diversidade beta é maior entre as áreas úmidas (escala regional) do que entre habitats de uma mesma área úmida, independente do hidroperíodo, indicando assim forte influência de fatores regionais na composição de espécies.

O entendimento de processos que influenciam a diversidade biológica é fundamental para o avanço teórico da ecologia e para o sucesso da conservação das comunidades e ecossistemas. Procurando entender toda a complexidade ambiental e como ela age na estruturação e manutenção da biodiversidade em escala regional pode fornecer subsídios para políticas de conservação do meio ambiente, especialmente para áreas úmidas, que sob o ponto de vista da conservação encontram-se entre os ecossistemas mais degradados do planeta.

Futuros estudos que possam aprofundar com maior detalhe como estão estruturadas as metacomunidade em áreas úmidas de altitude, com diferentes comunidades biológicas, podem fornecer uma complementação aos resultados obtidos com nosso trabalho no sentido de diretrizes para a preservação e conservação deste ecossistema tão fragilizado por ações humanas.

ANEXOS

Foto 1. Área úmida caracterizada pelo habitat “Menos complexo”.



Foto 2. Área úmida caracterizada como habitat “Mais complexo”.



Foto 3. Área úmida de hidroperíodo curto.



Foto 4. Área úmida caracterizada por hidroperíodo longo.



REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

ADIS, J. (1997) Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. *In: The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*, Junk WJ (ed.). Ecological Studies 126, Springer Verlag: Berlin/Heidelberg/New York; 299–317.

ALI, M.M.; MAGEED, A.A.; HEIKAL, M. (2007) Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. **Limnologica** **37**: 155–169.

ANDERSON, M.J. *et al.* (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters** **14**: 19–28.

ANDRADE, E.R. *et al.* (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. **Forest Ecology and Management** **349**: 73–84.

APHA, AWWA & WPCF. (1989) **Standard methods for the examination of water and wastewater**. 17th ed. New York.

ARITA, H.T., & VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E. (2008) The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of diversity. **Ecology Letters** **11**: 653–663.

ASTORGA, A. *et al.* (2014) Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of β diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. **Ecology and Evolution** **13**(4): 2693–2702.

BAPTISTA, D.F. (2008) Uso de macroinvertebrados em procedimentos de biomonitoramento em ecossistemas aquáticos. **Oecologia Brasiliensis** **12** (3): 425–441.

BATZER, D.P. *et al.* (2004) Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota. **Journal of the North American Benthological Society** **23**: 50–68.

BEISNER B.E., PERES-NETO P.R., LINDSTRÖM E.S., Barnett A. & Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. **Ecology** **87**: 2985–2991.

BILTON, D.A.; FREELAND, J.R.; OKAMURA, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. **Annu Rev Ecol Syst** **32**: 159–181.

BINI, L.M.; Landeiro, V.L.; Padial, A.A.; Siqueira, T. & Heino J. (2014). Nutrient enrichment is related to two facets of β diversity for stream invertebrates across the United States. **Ecology** **95**: 1569–1578.

BOHONAK, A. & JENKINS, D.G. (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. **Ecology Letters** **6**(8): 783–796.

BOND-BUCKUP, G.; (2006). **Diversidade de crustáceos**. In: Boldrini, I. I. Relatório Técnico do PROBIO.

BORCARD, D *et al.* (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. **Ecology**, **73(3)**: 1045–1055.

BOTH, C. *et al.* (2015) Diversity of anuran communities facing bullfrog invasion in Atlantic Forest ponds. **Biological Invasions** **17(4)**: 1137-1147.

BOZELLI, R.L. *et al.* (2015) Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. **Hydrobiologia** **753(1)**: 233-241.

Caceres, N.C. *et al.* (2014) Local randomness, vegetation type and dispersal drive bird and mammal's diversity in a tropical South American region. **Ecosphere** **5(9)**: 144.

Callisto, M., & P. MORENO. (2008) **Programa de biomonitoramento de qualidade de água e biodiversidade bentônica na bacia do Rio das Velhas**. *in*: Projeto Manuelzão: a história da mobilização que começou em torno de um rio. Belo Horizonte, Brasil.

Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. University of Chicago Press, Chicago

Cheruvellil, K. S. *et al.* (2000) Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: sample size and power to detect effects. **Hydrobiologia** **441**: 133–139.

Corbelli, J.M. *et al.* (2015) Integrating Taxonomic, Functional and Phylogenetic Beta Diversities: Interactive Effects with the Biome and Land Use across Taxa. **Plos One** **10(5)**: e0126854.

Correa-Araneda, F. *at al.* (2014) Benthic macroinvertebrate community patterns of Mediterranean forested wetlands and their relation to changes in the **Hydroperiod**. **Limnetica** **33(2)**: 361-373.

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters** **8**:1175-1182.

Cronin, G. *et al.* (2006) Influence of freshwater macrophytes on the littoral ecosystem structure and function of a young Colorado reservoir. **Aquatic Botany** , **85**: 37–43.

Darwall, W. *et al.* (2008) **Freshwater biodiversity—a hidden resource under threat**. *In*: The 2008 Review of the IUCN Red List of Threatened Species, Vié J-C, Hilton-Taylor C, Stuard SN (eds). IUCN: Gland, Switzerland.

De Bie T. *et al.* (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. **Ecology Letters** **15**: 740-747.

Declerck, S.A.J., Coronel, J.S., Legendre, P. & Brendonck, L. (2011). Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. **Ecography** **34**: 296 – 305.

Diniz-Filho, J.A.F.; Bini, L.M.; Rangel, T.F.; Morales-Castilla, I.; Ollala-Tarraga, M.A.; Rodríguez, M.A. & Hawkins, B.A. (2012). On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analyses. **Ecography** **35**: 239-249.

Dodds, W.K. & Whiles, M.R. (1958) **Freshwater ecology: concepts and environmental applications of limnology** eBook, Electronic resource, Book. English. Electronic books. 2nd ed. Published Amsterdam ; London : Academic 2010

Dodds, W.K. (2002) **Freshwater ecology: concepts and environmental applications**. Academic Press.

Dray, S., Legendre, P., and Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modeling: A comprehensive framework for principle coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). **Ecological Modelling** **196**: 483–493.

Erwin TL, Adis J. (1982). **Amazonian inundation forests. Their role as short-term refuges and generators of species richness and taxon pulses**. *In* Biological Diversification in the Tropics, Prance GT (ed). Columbia University Press: New York; 358–371.

Esteves, F.A. (1988). **Fundamentos de Limnologia**. Interciências/FINEP, Rio de Janeiro, 575 p.

Ferreira, F.A.; Mormul, R.P.; Catian, G.; Pott, A.; Pedralli, G. (2015) Distribution pattern of neotropical aquatic macrophytes in permanent lakes at a Ramsar site . **Brazilian Journal of Botany** **38(1)**: 131-139.

Florencio, M. ; Diaz-Paniagua, C.; Gomez-Rodriguez, C. & Serrano, L. (2014) Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network **Insect Conservation and Diversity** **7**: 4–21.

Florencio, M., Diaz-Paniagua, C., Serrano, L. & Bilton, D.T. (2011) Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. **Oecologia** **166**: 469–483.

Getzner, M. (2002) Investigating public decisions about protecting wetlands. **Journal of Environmental Management** **64(3)**: 237-246

Gianuca, D., Peppes, F.V., César, J.H., Sant'Ana, R., and Neves, T. (2013) **Do leaded swivels close to hooks affect the catch rate of target species in pelagic longline? A preliminary study of southern Brazilian fleet**. Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels, Fifth Meeting of the Seabird Bycatch Working Group. La Rochelle, France, 1-3 May 2013, SBWG5 Doc 33

Gibbs, J.P. (2000) Wetland loss and biodiversity conservation. **Conservation Biology** **14(1)**: 314-246.

Gopal B, Junk WJ, Davis JA (eds). (2000). **Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation**, Volume Backhuys Publishers: Leiden, The Netherlands.

Gotelli, N. J., & Cowell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters** **4**: 379–391.

Gothe, E.; Friberg, N.; Kahlert, M. (2014) Headwater biodiversity among different levels of stream habitat hierarchy. **Biodiversity and Conservation** **1(23)**: 63-80

Gravel, D.; Canham, C. D.; Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letters** **9**: 399–409.

Griffith D. A. & Peres-Neto P. R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. **Ecology** **87(10)**: 2603–2613.

Guo, H.; Chamberlain, S.A.; Eran, E (2015) Geographic Variation in Plant Community Structure of Salt Marshes: Species, Functional and Phylogenetic Perspectives. **Plos One** **10(5)**:

Hall, D. L. et al. (2004) Aquatic macroinvertebrate diversity of playa wetlands: the role of landscape and island biogeographic characteristics. **Wetlands** **24**: 77-91.

Heino J., Gronroos M., Soininen J., Virtanen R. & Muotka T. (2012). Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. **Oikos**, **121**: 537–544.

Heino J., Melo A.S. & Bini L.M. (2015). Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology** **60**: 223–235.

Heino, J. (2000). Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. **Hydrobiologia** **418**: 229-242.

Heino, J. (2013). Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? **Oecologia** **171**: 971–980.

Heino, J.; Muotka, T.; Paavola, R. (2003). Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. **The Journal of Animal Ecology** **72**: 425–434.

Holyoak, M.; Leibold, M.A. & Holt, R.D. (ed) (2005) **Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities**. University of Chicago Press, Chicago, IL

Hubbell, S.P. (2001). **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography** Princeton University Press, Princeton, US.

- Hylander, K., Nilsson, C., Jonsson, B.G. & Gothner, T. (2005) Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. **Oikos** **108**: 351–361.
- Jeffries, M. (2005) Small ponds and big landscapes: the challenge of invertebrate spatial and temporal dynamics for European pond conservation. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems** **15**: 541–547.
- Johnson R.K. & Goedkoop, W. (2002) Littoral macroinvertebrate communities: spatial scale and ecological relationships. **Freshwater Biology** **47**: 1840–1854.
- Johnson, R.K., Goedkoop, W. & Sandin, L. (2004) Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes. **Freshwater Biology** **49**: 1179–1194.
- Junk WJ. (2000). Mechanisms for development and maintenance of biodiversity in neotropical floodplains. *In: Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation*. Vol. 1, Gopal B, Junk WJ, Davis JA (eds). Backhuys Publishers:Leiden, The Netherlands; 119–139.
- Junk, W.J. (1973). Investigations on the ecology and production- biology of the “floating meadows” (*Paspalo-Echinochloetum*) on the middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. **Amazoniana** **4(1)**: 9-102.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos** **76**: 5–13.
- Landeiro, V. L., Bini, L.M.; Melo, A.S.; Pes, A.M.O. & Magnusson, W.E. (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. **Freshwater Biology** **57**:1554–1564.
- Legendre, P. (2008) Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. **Journal of Plant Ecology** **1**: 3-8.
- Legendre, P., Lapointe, F.-J. & Casgrain, P. (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs** **75**: 435–450.
- Leibold, M. A. & Miller, T. E. (2004). From metapopulations to metacommunities. *In: Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations* (eds Hanski, I. & Gaggiotti, O.E.). Elsevier/Academic Pre
- Leibold, M.A. & McPeck, M. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology** **87(6)**: 1399–1410.
- Leibold, M.A. & Norberg, J. (2004) Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? **Limnology Oceanographic** **49**: 1278–1289.
- 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.

Ligeiro, R.; Moretti, M.S., Gonçalves, J.F. & Callisto, M. (2010). What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? **Hydrobiologia** **654(1)**: 125-136.

Logue, J.B.; Mouquet, N.; Peter, H.; Hillebrand, H.; Decclerk, P.(2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution** **26**: 482–491.

MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton.

Maltchik, L. (2003) Three new wetlands inventories in Brazil. **Interciencia** **28**: 421-423.

Maurer, B.A. (1999) **Untangling ecological complexity? The macroscopic perspective**. Chicago: University of Chicago Press.

McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution** **12**: 178-185

Melo, A.S., Schnek, F., Hepp, L.U., Simões, N.R., Siqueira, T. & Bini, L.M. (2007). Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. **Acta Limnologica Brasiliensia**.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005) **Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis**. World Resources Institute, Washington, D.C.,USA. <http://www.unep.org/maweb/en/index.aspx>

Ministério do Meio Ambiente (MMA) (2008) **Áreas prioritárias para conservação - uso sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira**. MMA, Brasília.

Minshall, G. W. (1988) Stream ecosystem theory: a global perspective. **Journal of the North American Benthological Society** **7**: 263–288.

Nabout, J.; Siqueira, T; Bini, L.M.; Nogueira, I. de S. (2009). No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. **Acta Oecologica** **35**: 720–726.

Nekola, J.C. & Brown, J.H. (2007) The wealth of species: ecological communities, complex systems and legacy of Frank Preston. **Ecology Letters** **10**:188-196.

Nicolet, P.; Biggs, J.; Hodson, M.J.; Reynolds, C.; Whitfield, M. & Williams, P. (2004) The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary pond in England and Wales. **Biology Conservation** **120**: 261–278.

Peres-Neto P. R. & Legendre P. (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, **19(2)**: 174–184.

Peres-Neto P. R., Legendre P., Dray S., Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. **Ecology** **87(10)**: 2614–25.

Pillar, V.P (2009) **Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade**. MMA, Brasília.

Poff, N.L.; Allan, J.D.; Bain, M.B.; Karr, J.R.; Prestegard, K.L et al. (1997) The Natural Flow Regime. **BioScience** **47(11)**: 769-784

Provete, D.B.; Gonçalves-Souza, T.; Garey, M.V.; Martins, I.A.; Rossa-Feres, D. de C. (2014) Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia** **734(1)**: 69-79

RAMSAR. (2012) **Classification for wetland type maintained by convention on wetlands**. Disponível em:<http://www.ramsar.org/ris/key_ris_types.htm> Acesso em: nov/2012.

Resetarits, W.J. & Binckley, A.A. (2009) Spatial contagion of predation risk affects colonization dynamics in experimental aquatic landscapes. **Ecology** **90**: 869–876

Resh, V.H.; Myers, M. e Hannaford, M.J. (1996). Macroinvertebrates as Biotic Indicators of Environmental Quality, p. 647-667. *In*: Hauer, F.R.; Lamberti, G.A. (Eds.). **Methods in Stream Ecology**. Academic Press, San Diego.

Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.). (1993). **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. University of Chicago Press

Ricklefs, R.E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science** **235**: 167–171.

Ricotta, C. & Burrascano, S. (2008) **Beta diversity for functional ecology**. *Preslia* **80**: 1-10.

Rojas-Ahumada, D.P., Landeiro, V.L. & Menin, M. (2012) Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. **Austral Ecology** **37**: 865–873.

Roque, F.O.; Trivinho-Strixino, S. ; Strixino, G. ; Agostinho, R.C.; Fogo J. C. (2003) Benthic macroinvertebrates in streams of Jaraguá State Park (southern Brazil) considering multiple spatial scales. **Journal of Insect Conservation** **7**: 63-72

Santana, H.S.; Silva, L.C.F.; Pereira, C.L.; Simiao-Ferreira, J.; Angelini, R. (2015) The rainy season increases the abundance and richness of the aquatic insect community in a Neotropical reservoir. **Brazilian Journal of Biology** **75(1)**: 144-151

Simpson E. H. (1949). Measurement of diversity. **Nature** **163**: 688-688.

Sokol, E.R.; Hoch, J.; Gaiser, E. (2014) Metacommunity structure along resource and disturbance gradients in everglades Wetlands. **Wetlands** **34(1)**: 135-146

Spencer, M. & Blaustein, L. (2001) Hatching responses of temporary pool invertebrates to signals of environmental quality. **Israel Journal of Zoology** **47**: 397–417

Stendera, S.E.S. & Johnson, R.K. (2005). Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple scales. **Freshwater Biology** **50**: 1360–1375

Stenert, C. & Maltchik, L. (2007). Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. **Marine & Freshwater Research** **58 (11)**: 993-1001.

Stenert, C., Bacca, R.C., Mostardeiro, C.C. & Maltchik, L. 2008. Environmental predictors of macroinvertebrate communities in coastal wetlands of southern Brazil. **Marine & Freshwater Research** **59 (6)**: 540-548.

Stenert, C.; Santos, E.M. & Maltchik, L. (2004) Levantamento da diversidade de macroinvertebrados em áreas úmidas do Rio Grande do Sul (Brasil). **Acta Biologica Leopoldensis** **26 (2)**: 225-240.

Studinski, J. M. & Grubbs, S. A. (2007). Environmental factors affecting the distribution of aquatic invertebrates in temporary ponds in Mammoth Cave National Park, Kentucky, USA. **Hydrobiologia** **575**: 211-220.

Tamme, R.; Hiiesalu, I.; Laanisto, L.; Szava-Kovats, H. & Partel, M. (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. **Journal of Vegetation Science** **21**: 796–801.

Tarr, T. L.; Baber, M. J. & Babbitt, K. J. (2005) Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. **Wetland Ecology and Management** **13**: 321-334.

Tavernini, S. (2008). Seasonal and inter-annual zooplankton dynamics in temporary pools with different hydroperiods. **Limnologia** **38**: 63–75.

Tews J., Moloney K. & Jeltsch F. (2004). Modeling seed dispersal in a variable environment: a case study of the fleshy-fruited savanna shrub *Grewia flava*. **Ecological modeling** **175**: 65-76.

Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. **Hydrobiologia** **579**: 1-13.

Tuomisto, H. (2010) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. **Ecography** **33**: 2–22.

Urban, M.C. (2004) Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. **Ecology** **85**: 2971–2978.

- Van De Meutter, F.; De Meester, L.; Stoks, R. (2007) Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal ability and generation time. **Ecology** **88**: 1687–1695
- Vanschoenwinkel, B.; Hulsmans, A.; De Roeck, E.R.; De Vries, C.; Seaman, M.; Brendonck, L. (2009) Community structure in temporary freshwater pools: disentangling effects of habitat size and hydroregime. **Freshwater Biology** **54**: 1487–1500
- Veech, J. A.; Summerville, K.S.; Crist, T.O. & Gering, J.C. (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. **Oikos** **99**:3–9.
- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. **Quarterly Review of Biology** **85**: 183-206.
- Verreydt D., DeMeester L., Decaestecker E., Villena M.J., Van der Gucht K., et al. (2012). Dispersal-mediated trophic interactions can generate apparent patterns of dispersal limitation in aquatic metacommunities. **Ecology Letters** **15**: 218-226.
- Ward, J.V. (1992) **Aquatic Insect Ecology. Biology and habitat 1**: 438p. John Wiley & Sons, New York.
- Wezel, A.; Oertli, B.; Rosset, V. (2014) Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation. **Limnology** **15(3)**: 213-223
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs** **30**: 407–407.
- Williams C. B. (1964) **Patterns in the Balance of Nature and related Problems** in Quantitative Ecology. London and New York: Academic Press.
- Winegardner, A.K.; Jones, B.K.; Ng, I.S.Y.; Siqueira, T. & Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology and Evolution** **27**: 253–254.
- Wissinger SA. (1999b). Ecology of wetland invertebrates. In: Batzer DP, Rader RB, Wissinger SA, editors. **Invertebrates in freshwater wetlands of North America: ecology and management**. NewYork: Wiley; p. 1043–1053.
- Wittmann, F.; Householder, E.; Piedade, M.T.F.; Assis, R.L.; Schöngart, J.; Parolin, P. & Junk WJ. (2013) Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. **Ecography** **36**: 690–707.