



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**  
**e Evolução**



**Determinantes da estrutura de comunidades de *Trichoptera Kirby, 1813* (Insecta) de riachos de cabeceira em múltiplas escalas espaciais**

Juliana Simião Ferreira

Goiânia, Goiás  
2013

Juliana Simião Ferreira

**Determinantes da estrutura de comunidades de Trichoptera Kirby,  
1813 (Insecta) de riachos de cabeceira em múltiplas escalas espaciais**

Tese apresentada a Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para a obtenção do título de doutor.

Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Angelini  
Co-orientador: Prof. Dr. Paulo De Marco Jr

Goiânia, Goiás  
2013

### **Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Simião-Ferreira, Juliana.

Determinantes da estrutura das comunidades de Trichoptera *Kirby, 1813* (Insecta) de riachos de cabeceira em múltiplas escalas espaciais/ Juliana Simião-Ferreira. - 2013.

132 f. : figs, tabs.

Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Angelini.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Goiás,  
Instituto de Ciências Biológicas, 2013.

Bibliografia.

## DEDICATÓRIA

*À minha família, especialmente meus pais e irmã.*

*Hoje vi um rio, e resulta-me bastante difícil descrevê-lo ... Ele parece tão belo que quis perpetuá-lo em uma imagem, uma fotografia, porém, que imagem ou fotografia podem captar a corrente de um rio?*  
*Este meu rio do norte, não é muito largo nem muito volumoso; é quase fácil de cruzar de uma margem a outra, e o fundo do leito vê-se perfeitamente, de tão cristalinas e pouco profundas que são suas águas. Porém, é um rio formoso e feliz.*

*Quanta saudade tem-me provocado este rio! Tenho visto na sua simplicidade uma fórmula de vida que nós humanos, dificilmente conseguimos alcançar. Ele sabe para onde corre e nada o faz desviar-se de seu percurso; ele vai inexoravelmente para o mar, e cada movimento que realiza leva impressa a ansiedade por alcançar o mar que lhe espera no final do caminho. Porém, este rio é sábio; para ele a inexorabilidade de seu destino não é sinônimo de fatalidade. Seu destino inexorável é felicidade: o rio canta a medida que avança e canta ainda com mais força quanto mais próximo está de sua meta.*  
*O rio sabe quem é e para onde vai.*  
...

***Délia Steinberg Guzmán***



Hylas and Nymphs  
William Waterhouse

## AGRADECIMENTOS

Foram muitos os que contribuíram para a realização deste trabalho, desde os que incentivaram o início, os que apoiaram nas etapas do desenvolvimento, os que me suportaram durante algumas crises existenciais e inclusive os que duvidaram que eu seria capaz de finalizá-lo. Todos foram fundamentais para que eu chegasse aqui.

Alguns elementos e pessoas que participaram deste processo merecem destaque, desta forma agradeço:

Ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução pelas excelentes disciplinas e discussões e à CAPES pela bolsa concedida.

À Universidade Estadual de Goiás, representado pelos coordenadores das duas unidades que trabalho, por toda compreensão durante o todo período do doutorado.

A meu orientador, que me apoiou mesmo eu mudando de área no início do doutorado para uma que não era o foco de suas pesquisas. Obrigada pela paciência com minhas crises de insegurança, pelo apoio e acompanhamento mesmo com a distância.

Ao Paulo De Marco, por ter me recebido em seu laboratório e me apoiado sempre. Obrigada também pela colaboração na tese, tínhamos poucos momentos, pois eram tantos querendo sua atenção, mas cada sugestão era preciosa e fazia uma enorme diferença no trabalho.

Agradeço, também, à Mayra, Silvia, Caroline, Denis, Anna Claudia que foram fundamentais para que os artigos II e III fossem realizados. Nossas discussões, dias inteiros dedicados à realizar análises e desenvolvimento de scripts para o R e análises de imagens de satélite. Tudo isso foi fundamental para que eu pudesse finalizar esta tese. Com vocês descobri que as melhores coisas que podemos conquistar na vida acadêmica são a parceria e o aprendizado com outras pessoas.

À Nadia, sempre amiga, que mesmo separadas estávamos juntas em pensamento. Esta amizade foi fundamental para que eu conseguisse enfrentar todas as dificuldades.

À Cecília que me acompanhou por dois anos no laboratório, durante seu mestrado. Passamos por diversas situações que nos aproximaram e fortaleceram nossa amizade. Sonhamos juntas com tantos projetos, choramos juntas por várias decepções que nos tornaram mais fortes para enfrentar os problemas da vida.

Aos meus alunos, que me apoiaram na árdua etapa de triagem e identificação das centenas de amostras. Para tanto, foram longas noites, finais de semana, feriado e férias dedicados a reduzir aqueles potes que não acabavam nunca. Destaco aqui, Maysa,

Anderson, Danielle, Nadia, Herick. Reforço o agradecimento à Maysa e Anderson que com muita dedicação e responsabilidade foram os meus braços direito e esquerdo nesta empreitada.

Outros alunos, que não participaram tão diretamente, mas foram guerreiros em me suportar durante este período, Herick, Gabrielle, Vanessa, Thaís, Dayana, Amanda, Quezia, Karla.

Aos que me ajudaram na coleta em campo, Luciano, Nadia, Maysa, Karina e especialmente meu pai, que largou seus compromissos para passar mais de dez dias viajando por metade do estado. Todos tiveram que enfrentar seus medos para conseguirmos finalizar. As sucuris de mais de 10 metros que, segundo moradores, viviam naquelas nascentes, as onças que atacavam pessoas, donos de fazenda que nos recebiam armados, etc.

Ao Prof. Fabrício, Mário e João que em algum momento me auxiliaram a entender alguma abordagem metodológica, usada ou não nesta tese. Obrigada pela prestatividade e gentileza.

Aos professores Fabio de Oliveira Roque, Fabrício Barreto Teresa, João Carlos Nabout que aceitaram prontamente avaliar e contribuir com sugestões e críticas para o aprimoramento desta tese.

Aos professores do programa EcoEvol, que ao perceberem que eu não tinha financiamento, voluntariamente me chamaram às suas respectivas salas quase que independentemente para me oferecerem ajuda financeira para as coletas de campo. Adriano Sanches Melo, Luis Maurício Bini e Paulo De Marco, e claro, meu orientador, Ronaldo Angelini.

À professora Adriana Rosa Carvalho, por ter participado da banca de qualificação e que desde o início da graduação acreditou em mim mais que eu mesma. Foi minha mestre e amiga, me ensinou muito sobre tantas coisas. Alguns destes ensinamentos foram dados sob broncas homéricas outros com uma ternura inigualável. Todos eles me fizeram ser mais decidida e forte para enfrentar as verdadeiras batalhas no mundo profissional.

À Hélida, que com muito carinho me aceitou como integrante do laboratório e em alguns de seus projetos. Serei eternamente grata por, gentilmente, oferecer oportunidade de bolsas aos meus alunos, quando eu não tinha condições de proporcionar a todos eles.

Ao Laboratório de Pesquisas Ecológicas e Educação Científica da UEG pela excelente estrutura que possibilitou o desenvolvimento do trabalho.

Aos meus pais que com amor incondicional me apoiaram e me deram força para continuar quando eu pensei em desistir. Serei eternamente grata a tudo que me ensinaram, principalmente o respeito às pessoas acima de tudo.

À Gisa, guerreira e delicada, em muitos momentos me ajudou a lembrar o que realmente vale a pena nesta vida e assim, os terríveis monstros se transformavam em moínhos de vento.

Ao Daniel, meu amor, que chegou de mansinho e conquistou meu coração, se tornou para mim um exemplo de pureza de coração e cumplicidade. Construímos um sentimento forte e maduro, que tem nos mostrado que as diferenças podem se harmonizar quando se tem um ideal em comum.

Aos meus amigos da Nova Acrópole, fieis companheiros na busca da sabedoria que dividiram momentos de muita felicidade. Estavam sempre comigo, comemorando o fim de cada etapa desta tese. Triagem, brinde! Identificação, brinde! Qualificação, brinde! Agora falta o último...

Às belíssimas nascentes que tive a oportunidade de conhecer durante a realização deste trabalho. As nascentes são lugares em que conseguia esquecer do mundo e com sua pureza me ensinaram muito a como ser eu mesma, independente das circunstâncias.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO GERAL</b> .....	<b>8</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>10</b>
<b>APRESENTAÇÃO</b> .....	<b>12</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>18</b>
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>22</b>
<b>EFEITOS DAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS E LIMITAÇÃO DA DISPERSÃO SOBRE A ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE TRICHOPTERA KIRBY, 1813 (INSECTA) EM NASCENTES DE CERRADO</b> .....	<b>23</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>24</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>25</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>26</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>30</b>
ÁREA DE ESTUDO .....	30
COLETA DE DADOS EM CAMPO .....	31
PREDITORES AMBIENTAIS .....	32
PREDITORES ESPACIAIS .....	33
ANÁLISE DOS DADOS .....	33
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>36</b>
COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE TRICHOPTERA .....	36
CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL .....	37
EFEITO DOS FATORES ESPACIAIS E AMBIENTAIS .....	39
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>41</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>47</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>48</b>
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>56</b>
<b>RESPOSTA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DA COMUNIDADE DE TRICHOPTERA ÀS ALTERAÇÕES NOS PADRÕES NA PAISAGEM EM MÚLTIPLAS ESCALAS</b> .....	<b>57</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>58</b>
<b>PALAVRAS CHAVE: GRUPOS TRÓFICOS FUNCIONAIS, DIVERSIDADE BETA, RIACHOS, VEGETAÇÃO RIPÁRIA, PAISAGEM</b> .....	<b>58</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>59</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>60</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>64</b>
ÁREA DE ESTUDO .....	64
DADOS BIÓTICOS .....	66
DADOS AMBIENTAIS DA PAISAGEM .....	66
ANÁLISE DOS DADOS .....	67
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>68</b>

RIQUEZA E ABUNDÂNCIA DE TRICHOPTERA E A O PADRÃO DA PAISAGEM EM DIFERENTES ESCALAS .....	68
GRUPOS TRÓFICOS FUNCIONAIS DE TRICHOPTERA E PADRÃO DA PAISAGEM EM DIFERENTES ESCALAS .....	70
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>72</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>76</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>77</b>
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	<b>83</b>
<b>ESCALA ESPACIAL DA VARIAÇÃO DE INSETOS AQUÁTICOS E A RESPOSTA A FATORES AMBIENTAIS: UMA ABORDAGEM HIERÁRQUICA EM BACIAS HIDROGRÁFICAS</b> .....	<b>84</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>85</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>86</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>87</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>92</b>
ÁREA DE ESTUDO .....	92
DELINEAMENTO AMOSTRAL E COLETA DE DADOS BIÓTICOS .....	93
VARIÁVEIS ABIÓTICAS .....	95
PREDITORES ESPACIAIS .....	96
<b>ANÁLISE DOS DADOS</b> .....	<b>97</b>
CURVAS DE ACUMULAÇÃO DE TÁXONS.....	97
COMPONENTES DA DIVERSIDADE NAS ESCALAS HIERÁRQUICAS .....	98
A INFLUÊNCIA DA HIERARQUIA SOBRE A COMUNIDADE E FATORES AMBIENTAIS .....	98
PARTIÇÃO DA VARIÂNCIA DE FILTROS AMBIENTAIS E ESPACIAIS .....	100
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>102</b>
CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL .....	102
ESTRUTURA DA COMUNIDADE .....	103
CURVAS DE ACUMULAÇÃO DE TÁXONS.....	103
PARTIÇÃO ADITIVA .....	104
A INFLUÊNCIA DA HIERARQUIA SOBRE A COMUNIDADE E FATORES AMBIENTAIS .....	106
PARTIÇÃO DA VARIÂNCIA .....	107
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>108</b>
DENIFICAÇÃO DAS ESCALAS DE VARIAÇÃO NA DIVERSIDADE: IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO .....	114
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>115</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>117</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR</b> .....	<b>126</b>

## RESUMO GERAL

A diversidade biológica em riachos de cabeceira é muito importante para a manutenção da integridade de toda a bacia hidrográfica. Então, entender os processos que geram e/ou influenciam a diversidade nestes ambientes pode contribuir para futuros programas de monitoramento da integridade aquática e para o planejamento estratégico para a conservação de espécies e de comunidades das redes hidrográficas. O presente estudo teve por objetivo principal identificar os preditores ambientais locais, de paisagem e espaciais em múltiplas escalas responsáveis pela estruturação das comunidades de insetos aquáticos (Trichoptera). Além disso, objetivou verificar a escala hierárquica de bacias hidrográficas responsável pela maior variação da diversidade e desta forma, subsidiar futuros estudos e planejamento para conservação de ambientes lóticos. Para tanto, foram realizados diferentes estudos com objetivos específicos direcionados a (i) medir a contribuição relativa de variáveis ambientais e espaciais na determinação da riqueza e composição taxonômica das comunidades de Trichoptera, considerando separadamente os táxons com distribuição ampla e restrita em riachos de nascente do bioma Cerrado, (ii) medir a influência dos atributos da paisagem como cobertura vegetal em diferentes escalas espaciais sobre a riqueza e diversidade beta, bem como sobre diferentes grupos tróficos funcionais da comunidade de Trichoptera, (iii) avaliar o efeito da estrutura aninhada de pequenos riachos de cabeceira inseridos dentro de níveis hierarquicamente superiores (microbacias, sub-bacias e bacias), bem como o efeito dos preditores ambientais e espaciais na diversidade alfa, beta e gama de insetos aquáticos. Todos os estudos foram realizados com o conjunto de dados amostrados em 48 riachos de nascente em duas bacias hidrográficas em Goiás, Brasil, com padrões de uso do solo distintos. Nestes riachos amostramos variáveis ambientais locais (físico-química e integridade de habitat) e de paisagem (índice de cobertura vegetal e uso do solo), assim como os insetos aquáticos da ordem Trichoptera. No primeiro estudo, observamos que a mudança na composição das comunidades de Trichoptera foi determinada por processos locais, principalmente para os gêneros de distribuição mais ampla, enquanto os restritos provavelmente foram estruturados por outros fatores aqui não investigados. Este estudo reforça que o uso da abordagem de desconstrução da comunidade em função dos atributos das espécies contribui para uma melhor compreensão dos processos determinantes das metacomunidades. No segundo estudo, verificamos que as características da paisagem dentro da bacia de drenagem, como qualidade da mata em

torno do riacho e da cobertura vegetal em escalas de até 200m do riacho, são importantes preditores da estrutura e funcionamento das comunidades de Trichoptera. No terceiro capítulo, os resultados indicam que a variação na diversidade alfa, beta e gama é dependente da escala espacial, e que o grau de degradação regional afeta distintamente estes padrões. Desta forma, podemos verificar que a estrutura das comunidades de Trichoptera é determinada por fatores ambientais, principalmente, na escala local, tanto as características da água como de cobertura vegetal. Além disso, observamos que a escala espacial em que a diversidade é maximizada é na escala de sub-bacia, reforçando a necessidade de ampliar as escalas espaciais para se obter a maior diversidade deste grupo em riachos de cabeceira. Por fim, estes trabalhos confirmam a vulnerabilidade das comunidades de Trichoptera à variações na qualidade de água e de modificações na paisagem como intensificação do uso do solo, o que suporta o uso destes como indicadores, além de reforçar a necessidade de estratégias para conservação que considere a diversidade aquática em riachos pertencentes a redes hidrográficas.

**Palavras chave:** metacomunidades, dispersão, Diversidade beta, partição aditiva, cobertura vegetal, uso do solo, ecossistemas lóticos, escala hierárquica.

## **ABSTRACT**

### **Determinants of the Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta) community structure in headwater streams in multiple spatial scales**

Headwater streams biodiversity is very important to the maintenance of the biological integrity found in the whole hydrological basin. Therefore, understanding the processes generating and/or influencing biodiversity in such environments may contribute to future aquatic integrity monitoring programs and to the strategic planning for both species and community conservation found within the every stream networks. The main goals of the current study were to: i) identify landscape and spatial environmental predictors responsible for the structure of aquatic insects communities (Trichoptera); ii) identify which hierarchical scale within the hydrologic basins is responsible for the highest biodiversity variation, what may provide subsidies for future studies and planned conservation of lotic environments. In order to achieve such goals, we did different studies with specific objectives directed to (i) measure the contribution of environmental and spatial variables while determining species richness and composition within Trichoptera communities, separately considering species with wide and narrow spatial distribution; (ii) measure the influence of landscape attributes such as vegetation cover in different spatial scales on species richness and bet diversity, as well on the different trophic functional groups found within the Trichoptera community; (iii) evaluate the effects of nested headwater streams community structure embedded within superior hierarchical levels (*e.g.* microbasins, subbasins, and the whole catchment), as well as the effects of the environmental and spatial predictors on alpha, beta and gamaTrichoptera diversity considering different spatial scales. All studies were performed with a set of biological data sampled in 48 headwater streams within two hydrographic basins locate within the state of Goiás, Brazil, with different land use regimes. Within those streams, local environmental variables (physical-chemical variables and habtat integrity), landscape attributes (vegetation cover, and land use classification), and also the biological data regarding the Trichoptera insects were sampled. In the first study, we observed that compositional changes within the Trichoptera communities was determined by local processes, especially for genus with wider distribution, while the communities of those species with narrower distribution were probably structured by other factors not measured here. This study reinforces that

the use of community deconstruction related to specific species attributes (*e.g.* spatial distribution) contributes to a better comprehension of the processes determining the metacommunities structure. In the second study, we verified that landscape attributes within the hydrologic basin, such as vegetation quality around the streamlet and vegetation cover up to 200m from the streamlet, are important predictors to the structure and functioning of Trichoptera communities. In the third study, results indicate that the variation in alpha, beta and gama diversities depend on the spatial scale considered and that the environmental degradation affects distinctly such patterns. We were able to verify that the structure of Trichoptera communities is determined by environmental factors, mainly in the local scales, such as water physical-chemical parameters and vegetation cover. Additionally, we observed that that the spatial scale within which the diversity is maximized is on catchment scale, reinforcing the need to increase the spatial scales considered in such studies in order to obtain a higher diversity for the Trichoptera in headwater streams. Finally, these studies confirm the vulnerability of Trichoptera communities to the variability on water quality and landscape changes, supporting the use of these organisms as indicators and reinforcing the need of conservation strategies which consider the aquatic diversity within each streamlet embedded in hydrologic basin elsewhere.

**Keywords:**metacommunity, dispersion, beta diversity, additive partition, vegetation cover, land use, lotic ecosystems, hierarchical scale

## APRESENTAÇÃO

Os padrões das comunidades resultam de processos atuando em diferentes escalas espaciais e das respostas diferenciadas das espécies aos gradientes ambientais, além de interações bióticas e da limitação de dispersão (Jacobson & Peres-Neto 2009). Os processos ecológicos são estruturalmente hierarquizados e fatores locais ou regionais podem governar os padrões de diversidade de espécies em múltiplas escalas espaciais (Turner *et al.* 1989; Chust *et al.* 2004; MacNeil *et al.* 2009). Os fatores em escalas maiores predominam sobre os fatores locais e há uma ordem de importância de processos ecológicos atuando em diversas escalas espaciais e temporais que compreendem a complexidade natural nos distintos sistemas biológicos (Wu 2004).

Os ecossistemas são hierarquizados espacialmente e apresentam elevada interdependência das variáveis ambientais nas múltiplas escalas (Griffith *et al.* 2002; Feld & Hering 2007). Os riachos de cabeceira são sistemas lóticos, ambientes únicos na bacia hidrográfica, que por apresentarem pequenas bacias de drenagem são facilmente influenciadas por mudanças nas condições ambientais locais ou regionais e na estrutura espacial. Estes são ambientes amplamente distintos em relação aos atributos físicos, químicos e biológicos, com elevada diversidade de habitats exclusivos fundamentais para o funcionamento dos demais riachos da bacia hidrográfica (Meyer *et al.* 2007). A diversidade biológica das nascentes é fundamental para a manutenção da diversidade em toda a bacia hidrográfica e desta forma, a degradação e perda destes locais podem ameaçar a integridade de redes de drenagem inteiras (Heino *et al.* 2003; Clarke *et al.* 2010).

Os processos fluviais alterados como resultado do uso e ocupação da terra, lançamento de esgoto, desmatamento acelerado e sua influência sobre a hidromorfologia do canal, podem exercer grande influência no funcionamento de ecossistemas aquáticos

(Buss *et al.* 2004; Feld & Hering 2007). Por exemplo, nos riachos de cabeceira, quando ocorre uma mudança na estrutura do habitat adjacente (ecótono), ocorre uma alteração das variáveis da água e nas características dos habitats (Griffith *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011). Essas alterações refletem na quantidade de material autóctone e na quantidade e qualidade de matéria orgânica de origem alóctone (Silva *et al.* 2011), causando mudanças nas comunidades locais e no funcionamento dos ecossistemas, pois afetando a base da pirâmide trófica, modifica também os outros níveis (Cummins 1973; Vanotte *et al.* 1980; Merritt & Cummins 1996).

A comunidade de insetos aquáticos corresponde a grande maioria dos invertebrados aquáticos, responsáveis pela manutenção do funcionamento dos ecossistemas lóticos, principalmente nas áreas de cabeceira (Nogueira *et al.* 2011). Os insetos da ordem Trichoptera, por exemplo, apresentam papel importante nas cadeias tróficas por serem responsáveis pelo processo de decomposição da matéria orgânica, auxiliando assim na ciclagem de nutrientes e no fluxo de energia dos ecossistemas aquáticos (Flint *et al.* 1999). Estes insetos são holometábolos e possuem fase imatura aquática, habitando principalmente ambientes bem oxigenados e a fase adulta é terrestre (Morse 1997). As larvas possuem a habilidade de construir casas portáteis ou fixas, assim como ampla diversidade de adaptações tróficas (Flint *et al.* 1999), classificadas em grupos funcionais alimentares como, raspadores, coletores apanhadores, coletores filtradores, sugadores herbívoros e predadores (Wiggins 1996), esta diversificação permite a colonização de diversos ambientes aquáticos. O hábito alimentar e o comportamento de construção de abrigos são considerados importantes fatores responsáveis pela evolução do grupo (Wiggins 1996). Alguns táxons de Trichoptera são bons dispersores na escala local e muito seletivos em relação aos habitats e demais condições ambientais em múltiplas escalas (Landeiro *et al.* 2012). Estas características contribuem para que estes insetos

sejam utilizados como bioindicadores de integridade ambiental em programas de monitoramento da integridade ambiental (Rosenberg & Resh 1993; Stendera & Johnson 2005; Heino *et al.* 2007; Roque *et al.* 2010).

Alguns estudos relataram que as comunidades de insetos aquáticos de riachos são fortemente influenciadas por fatores ambientais locais como tipo substrato e qualidade da água (Buss *et al.* 2004; Woodcock & Huryh 2007; Costa & Melo 2007; Jähnig & Lorenz 2008), variação na estrutura física do canal (Nessimian *et al.* 2008), assim como da variação ambiental em áreas para além da zona ribeirinha (Allan 2004; Miserendino & Pizzolon 2004; Ruiz-García, Márquez-Rodríguez & Ferreras-Romero 2012; Colzani *et al.* 2013). Adicionalmente, a capacidade de dispersão dos organismos e as características da região que permitem tal deslocamento também é muito importante para a determinação da distribuição dos insetos aquáticos (Sode & Wiberg-Larsen 1993; Chaput-Bardy *et al.* 2008).

Assim, estudos que visam determinar os preditores ambientais e geográficos, responsáveis pela mudança na comunidade, podem contribuir para entender a diversidade beta em múltiplas escalas (Hepp & Melo 2013). Entretanto, poucos estudos têm investigado os padrões de diversidade das nascentes considerando a hierarquia natural dos sistemas ripários (Ligeiro, Melo & Callisto 2010). Os estudos em nascentes são geralmente direcionados a avaliar a diversidade local em relação a riachos de maior ordem. No entanto, para ter uma compreensão dos padrões de diversidade em nascentes, alguns autores reforçam a necessidade de avaliar as comunidades em redes dendríticas na escala de paisagem, e explorar o papel da diversidade beta para a diversidade regional (Clarke 2008; Clarke *et al.* 2008, 2010). A compreensão da variação das comunidades entre estas escalas espaciais mais amplas pode auxiliar no conhecimento dos padrões espaciais da diversidade, no direcionamento de programas de

biomonitoramento que utilizam tais comunidades como indicadoras e na elaboração de estratégias viáveis para conservação da biodiversidade e da integridade física dos ecossistemas (Rosenberg & Resh 1993; Tylianakis *et al.* 2006; Death & Collier 2010; Jost *et al.* 2010; Lessard *et al.* 2012).

Com a atual perda da diversidade causada pelas mudanças ambientais, os estudiosos da biologia da conservação têm priorizado estratégias para conservação de comunidades inteiras em paisagens alteradas em detrimento de espécies únicas em habitats específicos (Summerville *et al.* 2003). Para tanto, é necessário definir a escala espacial em que a diversidade seja maximizada e, desta forma, mais indicada para conservação das comunidades. Este enfoque vêm se beneficiando de abordagens de partição aditiva hierárquica da diversidade (Veech *et al.* 2002; Gering, Crist & Veech 2003; Crist & Veech 2006; Flohre *et al.* 2011; Sasaki *et al.* 2012), que pode ser útil para entender as relações dos padrões de diversidade e os processos que os geram (Stendera & Johnson 2005).

O presente estudo teve por objetivo principal identificar os processos ecológicos em múltiplas escalas responsáveis pela estruturação das comunidades de insetos aquáticos (Trichoptera) em riachos de nascente. Desta forma, visando atender os objetivos, a tese foi dividida em três capítulos apresentados no formato de artigos.

No **primeiro capítulo**, distinguimos as comunidades de Trichoptera nos componentes relacionados à distribuição geográfica (restrito e amplo). Nosso objetivo é identificar a importância relativa de processos locais e regionais na estruturação das comunidades e avaliar se tais processos influenciam distintamente os táxons de distribuição restrita e ampla. Para isso, testamos as seguintes hipóteses: *i*: A composição e riqueza taxonômica de Trichoptera são determinadas pelas condições ambientais; *ii*: Os táxons de distribuição espacial restrita são mais afetados pelas variáveis

ambientais locais, enquanto os táxons com distribuição ampla são mais influenciados por processos regionais. Este artigo será submetido à revista *Freshwater Biology*.

No **segundo capítulo**, investigamos a influência dos atributos da paisagem como cobertura vegetal em diferentes escalas espaciais sobre a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de Trichoptera em riachos de Cerrado. Para isso, testamos as seguintes hipóteses: i) As alterações em diferentes escalas espaciais no padrão da paisagem do entorno do ambiente aquático tem influência sobre a estrutura, composição funcional da comunidade de Trichoptera; ii) A redução da cobertura vegetal na região adjacente ao ambiente aquático causa diminuição da riqueza taxonômica e da abundância de Trichoptera; iii) A mudança na paisagem causa diminuição da diversidade beta por homogeneizar as comunidade Trichoptera entre os riachos; iv) A comunidade de Trichoptera responde de forma distinta de acordo com o grupo trófico funcional: fragmentadores são positivamente relacionados com a integridade da cobertura vegetal, principalmente em pequenas escalas da paisagem, ou seja mais próximas do riacho enquanto organismos filtradores e raspadores, aqui considerados algívoros, são relacionados negativamente com a cobertura vegetal nas escalas menores (de até 200m) e os coletores e predadores apresentam pouca relação com a cobertura vegetal na bacia hidrográfica. Este artigo será submetido à revista *Hydrobiologia*.

A determinação da importância de fatores ambientais, atuando em múltiplas escalas espaciais, pode auxiliar a compreender os mecanismos que direcionam a diversidade beta dentro da rede hierárquica de bacias hidrográficas. Tendo em vista avanços recentes em ecologia aplicada, estudos com enfoque na definição de escalas para a priorização da conservação vêm se beneficiando de abordagens de partição aditiva hierárquica da diversidade (Gering *et al.* 2003; Crist & Veech 2006; Flohre *et al.* 2011), e análises multivariadas como partição da variância (*e.g.*, Legendre, Borcard & Peres-

Neto 2005). Desta forma, no **terceiro capítulo** analisamos o efeito da estrutura aninhada de pequenos riachos de cabeceira inseridos dentro de níveis hierarquicamente superiores (microbacias, sub-bacias e bacias), para avaliar a importância relativa da diversidade alfa e beta de insetos aquáticos usando a larvas da ordem Trichoptera como modelo. Foram estudados riachos de duas grandes bacias (Tocantins e Paraná) que diferem na intensidade de uso solo, para as quais foram testadas a importância relativa dos múltiplos fatores ambientais predominantes em escalas distintas (uso do solo na paisagem, estrutura do canal e qualidade da água) sobre a diversidade de Trichoptera. Desta forma testamos o seguinte conjunto de hipóteses: i) riachos de bacias degradadas em decorrência do uso do solo e desmatamento são mais sujeitos à homogeneização de habitats e apresentam menor diversidade alfa, beta e gama; ii) há um gradual aumento na contribuição da diversidade beta em escalas maiores, assim a diversidade beta entre sub-bacias contribuirá mais para a diversidade gama do que a diversidade entre riachos e microbacias; iii) fatores ambientais predominantes localmente influenciam a diversidade beta na escala de riachos, enquanto que fatores relacionados à paisagem são mais importantes em escalas superiores (micro e sub-bacias); iv) a estrutura de comunidades de bacias impactadas é menos sujeita a filtros ambientais e espaciais refletindo os efeitos negativos da homogeneização de habitats e assim estes filtros têm maior importância relativa para hidrografias mais conservadas. Este artigo será submetido à revista *Freshwater Biology*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan J.D. (2004) Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics***35**, 257–284.
- Buss D.F., Baptista D.F., Nessimian J.L. & Egler M. (2004) Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia***518**, 179–188.
- Chaput-Bardy a., Lemaire C., Picard D. & Secondi J. (2008) In-stream and overland dispersal across a river network influences gene flow in a freshwater insect, *Calopteryx splendens*. *Molecular Ecology***17**, 3496–3505.
- Chust G., Pretus J.L., Ducrot D. & Ventura D. (2004) Scale dependency of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecology***19**, 41–57.
- Clarke A., Mac Nally R., Bond N. & Lake P.S. (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology***53**, 1707–1721.
- 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.
- Clarke K. (2008) Landscape scale measurement and monitoring of biodiversity in the Australian rangelands Doctorate of Philosophy.
- Colzani E., Siqueira T., Suriano M.T. & Roque F.O. (2013) Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic. *Biotropica***0**, 1–8.
- Costa S.S. & Melo A.S. (2007) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia***598**, 131–138.
- Crist T.O. & Veech J. a (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area. *Ecology letters***9**, 923–32.
- Cummins K.W. (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology***18**, 193–206.
- Death R.G. & Collier K.J. (2010) Measuring stream macroinvertebrate responses to gradients of vegetation cover: when is enough enough? *Freshwater Biology***55**, 1447–1464.
- Feld C.K. & Hering D. (2007) Community structure or function: effects of environmental stress on benthic macroinvertebrates at different spatial scales. *Freshwater Biology***52**, 1380–1399.
- Flint O.S. Jr., Holzenthal R.W. & Harris S.C. (1999). Catalog of the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera). Ohio Biological Survey, Columbus.

- Flohre A., Fischer C., Aavik T., Bengtsson J., Berendse F., Bommarco R., *et al.* (2011) Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications***21**, 1772–81.
- Gering J.C., Crist T.O. & Veech J. a. (2003) Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology***17**, 488–499.
- Griffith J.A., Martinko E.A., Whistler J.L. & Price K.P. (2002) Interrelationships among Landscapes , NDVI , and Stream Water Quality in the U . S . Central Plains. *Ecological Applications***12**, 1702–1718.
- Heino J., Mykrä H., Kotanen J. & Muotka T. (2007) Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography***30**, 217–230.
- Heino J., Mykrä H., Paavola R., Hamalainen H. & Koskenniemi E. (2003) Defining macroinvertebrate assemblage type of headwater: Implications of bioassessment. *Ecological Applications***13**, 842–852.
- Hepp L.U. & Melo A.S. (2013) Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia***703**, 239–246.
- Jacobson B. & Peres-Neto P.R. (2009) Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology***25**, 495–507.
- Jähnig S.C. & Lorenz A.W. (2008) Substrate-specific macroinvertebrate diversity patterns following stream restoration. *Aquatic Sciences***70**, 292–303.
- Jost L., DeVries P., Walla T., Greeney H., Chao A. & Ricotta C. (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions***16**, 65–76.
- Legendre P., Borcard D. & Peres-Neto P. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs***75**, 435–450.
- Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fordyce J.A., Rahbek C., Weiser M.D., Dunn R.R., *et al.* (2012) Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings The Royal Society/ Biological sciences***279**, 266–74.
- Li F., Chung N., Bae M., Kwon Y. & Park Y. (2012) Relationships between stream macroinvertebrates and environmental variables at multiple spatial scales. 2107–2124.
- Ligeiro R., Melo A.S. & Callisto M. (2010) Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology***55**, 424–435.

- MacNeil M.A., Graham N. a J., Polunin N.V.C., Kulbicki M., Galzin R., Harmelin-Vivien M., *et al.* (2009) Hierarchical drivers of reef-fish metacommunity structure. *Ecology***90**, 252–64.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. (1996) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, 4<sup>a</sup> ed. Kdall Hunt Publishing Company, Iowa.
- Meyer J.L., Strayer D.L., Wallace J.B., Eggert S.L., Helfman G.S. & Leonard N.E. (2007) The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association***43**, 86–103.
- Miserendino M.L. & Pizzolon L. A. (2004) Interactive effects of basin features and land-use change on macroinvertebrate communities of headwater streams in the Patagonian Andes. *River Research and Applications***20**, 967–983.
- Morse J. C. (1997). Phylogeny of Trichoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 42:427-450.
- Nessimian J.J.L., Venticinque E.M.E., Zuanon J., Marco P., Gordo M., Fidelis L., *et al.*(2008) Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia***614**, 117–131.
- Nogueira D.S., Soares H., Cabette R. & Juen L. (2011) Estrutura e composição da comunidade de Trichoptera ( Insecta ) de rios e áreas alagadas da bacia do rio Suiá-Miçú , Mato Grosso , Brasil. *Iheringia, séria zoologia***2004**, 173–180.
- Pease A. a., González-Díaz A. a., Rodiles-Hernández R. & Winemiller K.O. (2012) Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology***57**, 1060–1075.
- Poff N.L. (1997) Stream Ecology Landscape filters and species traits : towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society***16**.
- Roque F.O., Siqueira T., Bini L.M., Ribeiro M.C., TAMBOSI L.R., CIOCHETI G., *et al.*(2010) Untangling associations between chironomid taxa in Neotropical streams using local and landscape filters. *Freshwater Biology***55**, 847–865.
- Rosenberg D. & Resh V.H. (1993) *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York.
- Ruiz-García A., Márquez-Rodríguez J. & Ferreras-Romero M. (2012) Implications of anthropogenic disturbance factors on the Trichoptera assemblage in a Mediterranean fluvial system: Are Trichoptera useful for identifying land-use alterations? *Ecological Indicators***14**, 114–123.
- Sasaki T., Katabuchi M., Kamiyama C., Shimazaki M., Nakashizuka T. & Hikosaka K. (2012) Diversity partitioning of moorland plant communities across hierarchical spatial scales. *Biodiversity and Conservation***21**, 1577–1588.

- Silva J.S.O., Bustamante M.M., Markewitz D., Krusche A.V. & Ferreira L.G. (2011) Effects of land cover on chemical characteristics of streams in the Cerrado region of Brazil. *Biogeochemistry***105**, 75–88.
- Sode A. & Wiberg-Larsen P. (1993) Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biology***30**, 439–446.
- Stendera S.E.S. & Johnson R.K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology***50**, 1360–1375.
- Summerville K.S., Boulware M.J., Veech J.A. & Crist T.O. (2003) Spatial Variation in Species Diversity and Composition of Forest Lepidoptera in Eastern Deciduous Forests of North America. *Conservation Biology***17**, 1045–1057.
- Törnblom J., Angelstam P., Degerman E., Henrikson L., Edman T. & Temnerud J. (2011) Catchment land cover as a proxy for macroinvertebrate assemblage structure in Carpathian Mountain streams. *Hydrobiologia***673**, 153–168.
- Turner M.G., Neill R.V.O., Gardner R.H. & Milne B.T. (1989) Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern: **3**, 153–162.
- Tylianakis J.M., Klein A.-M., Lozada T. & Tschardt T. (2006) Spatial scale of observation affects alpha, beta and gamma diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography***33**, 1295–1304.
- Vanotte R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science***37**, 130:137.
- 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. **1**, 3–9.
- Wiggins G. B. (1996). *Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera)*. University of Toronto Press, Toronto.
- Woodcock T.S. & Huryn A.D. (2007) The response of macroinvertebrate production to a pollution gradient in a headwater stream. *Freshwater Biology***52**, 177–196.
- Wu J. (2004) Effects of changing scale on landscape pattern analysis : scaling relations. *Landscape Ecology***19**, 125–138.

## Capítulo 1

**Metacomunidades de Trichoptera *Kirby, 1813* (Insecta) em riachos de cabeceira: papel da configuração espacial e das mudanças ambientais para táxons de distribuição ampla e restrita**

**Metacomunidades de Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta) em riachos de cabeceira: papel das condições espaciais e ambientais para táxons de distribuição ampla e restrita**

**Autores:**

Juliana Simião Ferreira<sup>1,2</sup>

Paulo De Marco Jr.<sup>2</sup>

Ronaldo Angelini<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Pesquisas Ecológicas e Educação Científica-LAPEEC, Universidade Estadual de Goiás-UEG, BR 153 km 98, Arco Verde, Anápolis, GO, Brasil  
e-mail: [julianalimno@gmail.com](mailto:julianalimno@gmail.com)

<sup>2</sup>Laboratório de Teoria, Metapopulações e Paisagens –TheMetaLand, Universidade Federal de Goiás-UFG, Goiânia, GO, Brasil

<sup>3</sup>Departamento de Engenharia Civil, Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN, Natal, GO, Brasil

## RESUMO

Estudos recentes tem focado na determinação da importância relativa de fatores locais e regionais para a estruturação das metacomunidades. No entanto, o uso da desconstrução das comunidades em grupos de espécies baseados em seus atributos para explicar os padrões encontrados em ecologia de comunidades são raramente utilizados. Assim, o objetivo deste estudo é testar a contribuição de variáveis ambientais e espaciais na determinação da riqueza e composição taxonômica das comunidades de Trichoptera com distribuição ampla e restrita em riachos de nascente do bioma Cerrado, no Brasil. Foram coletadas variáveis ambientais físicas e químicas da água (pH, turbidez, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido e temperatura), características estruturais (vazão da água e integridade de habitat), assim como os insetos aquáticos, utilizando um amostrador tipo surber, em 48 riachos no estado de Goiás (Brasil). Foi utilizada a abordagem de partição de variância (RDA parcial e regressão múltipla), para testar se as hipóteses de estruturação por processos neutros e do nicho ecológico. A mudança na composição das comunidades de Trichoptera foi determinada por processos locais, principalmente para os gêneros de distribuição mais ampla, enquanto os restritos provavelmente foram estruturados por outros fatores aqui não investigados. No entanto, a riqueza taxonômica foi espacialmente estruturada, possivelmente devido a autocorrelação de algumas características ambientais como degradação de habitat causada pelo uso do solo. Os resultados obtidos reforçam a relação que estes insetos possuem com a integridade de habitat e qualidade de água dos sistemas ripários. Além disso, vale ressaltar que a abordagem de desconstrução da comunidade em função dos atributos das espécies contribui para uma melhor compreensão dos processos determinantes das metacomunidades.

**Palavras-chave:** Nicho, metacomunidades, insetos aquáticos, desconstrução da comunidade.

## **ABSTRACT**

### **Metacommunity of Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta) in headwater streams: roles of spatial and environmental conditions on the taxa of broad and rare distributions**

Recent studies have been focused on the relative importance of local and regional factors determining metacommunities structuring processes. Nonetheless, the use of community deconstruction based on species intrinsic attributes in an attempt to explain ecological patterns found in community ecology has rarely been used. Therefore, our main objective in this study was to evaluate the individual contribution of environmental and spatial variables on the determination of genera richness and taxonomic composition of the communities of caddisfly genus (Trichoptera) with wide and narrow in headwater streams from the Cerrado biome, in Brazil. We sampled local variables (e.g. pH, water turbidity, conductivity, dissolved oxygen, and temperature), streamlet structural characteristics (water flow and habitat integrity), as well as the insect species in 48 streams with a surber sampler in the state of Goiás. We used the variance partition approach (RDA and multiple regressions) to test whether the caddisfly communities are structured by niche or neutral processes. The observed changes in caddisfly community composition were determined mainly by local processes, especially for wide-distribution genera, while those with narrow distribution were probably structured by process not considered in the study. However, the taxonomic richness was spatially structured, possibly due to autocorrelation of some environmental variables, such as habitat degradation, caused by changes in land use regimes. The results observed here enforce the relationship these insects have with habitat integrity and water quality from riparian ecosystems. Additionally, the community deconstruction approach, based in the studied group intrinsic attributes, we used here contributes for a better comprehension of the metacommunity determinant processes.

**Keywords:** Niche, metacommunities, aquatic insects, community deconstruction.

## INTRODUÇÃO

Uma visão moderna de ecologia de comunidades está baseada na compreensão de que as comunidades não estão totalmente isoladas e que, além das interações ecológicas moldadas por processos locais, a dispersão, fatores históricos e limitações ligadas ao reservatório regional de espécies devem ser considerados (Leibold *et al.* 2004). Estes processos são importantes por ligar comunidades locais que passam a compor um sistema interativo mais amplo – a metacomunidade (Leibold & McPeck 2006). De fato, as metacomunidades são afetadas pelos processos de colonização e recolonização que interferem nos processos locais e geram padrões que podem ser observados mesmo em grandes escalas (Fuller *et al.* 2007; Mouquet & Loreau 2003; Leibold *et al.* 2004).

As mudanças na composição das metacomunidades podem ocorrer em função de fatores ambientais e espaciais, compreendendo assim, duas linhas de pensamento sobre a estruturação das metacomunidades. A linha determinista, baseada na Teoria de Nicho, considera a heterogeneidade ambiental a principal causa da substituição gradual de espécies em escala regional, logo, comunidades seriam estruturadas por fatores locais definidos pelas características ambientais e por interações bióticas (Hutchinson 1957; Adler, Hillerislambers & Levine 2007). Entretanto, a visão neutralista, partindo da premissa de uma equivalência funcional das espécies, em que todas possuem os mesmos requerimentos ambientais, propõe que dispersão e deriva ecológica são fatores prioritários para a variação de composição entre comunidades (Hubbell 2001, 2004). Este modelo enfatiza, portanto, a importância dos processos regionais para a estruturação das comunidades (Chesson 2000; Tuomisto & Ruokolainen 2006; Legendre 2007).

Na literatura corrente é possível perceber uma busca por determinar a importância relativa de processos neutros e de nicho para estruturação das comunidades, por compreender que esses fatores não são mutuamente excludentes (Leibold *et al.* 2004; Sanvicente-Anorve *et al.* 2010). Considerando isso, foram elaborados quatro modelos básicos de metacomunidades (Gergel *et al.* 2002; Leibold *et al.* 2004; Miller & Kneitel 2005; Cottenie 2005), são eles: “*species sorting*” e “*mass effect*”, que atendem aos pressupostos de heterogeneidade ambiental, com pouco limite de dispersão (Mouquet & Loreau 2003; Driscoll & Lindenmayer 2009) e os modelo neutro e “*patch-dynamic*” que, de modo geral, assumem os processos regionais como determinantes da mudança na composição das comunidades (Mouchet & Mason 2008; Massol, Calcagno & Massol 2009).

Normalmente, a abordagem da ecologia de metacomunidades utiliza as espécies sem distinção sistemática de seus atributos (Beisner *et al.* 2006; Driscoll & Lindenmayer 2009). No entanto, sabe-se que há uma alta diversidade de características de história de vida, morfologia, comportamento, filogenia e hábitos que podem influenciar os padrões de distribuição das espécies e consequentemente a estrutura das comunidades. Segundo (Marquet *et al.* 2004), para encontrar explicações dos padrões de riqueza de espécies, em amplas escalas geográficas, é vantajoso particionar os padrões de riqueza em grupos definidos de acordo com os atributos de espécies (Blamires *et al.* 2008). Isso se deve ao fato de que grupos podem responder distintamente às variações ambientais, mascarando os efeitos reais destes fatores quando os padrões são avaliados utilizando todas as espécies (Terribile *et al.* 2009). Assim, com o objetivo de esclarecer os padrões de diversidade de espécies e facilitar a compreensão dos mecanismos responsáveis pelos padrões biogeográficos, o processo de “desconstrução da riqueza de espécies” (Marquet *et al.* 2004) tem sido utilizado atualmente em estudos

macroecológicos (Hawkins *et al.* 2007; Diniz-Filho, Rangel & dos Santos 2012a), mas pode ser utilizado em diferentes níveis hierárquicos (Azeria *et al.* 2009).

A abordagem de desconstrução em grupos de acordo com os traços biológicos e ecológicos permite uma avaliação comparativa mais segura de como e quais fatores determinam a mudança na composição entre comunidades (Chust *et al.* 2004). Muitos estudos indicam que táxons geograficamente restritos possuem características distintas daqueles com ampla distribuição, e assim buscam entender os fatores que causam as diferenças na distribuição (Kunin & Gaston 1993). Algumas espécies apresentam distribuição espacial ampla, podendo ocupar um grande número de locais e, geralmente, com elevada abundância, enquanto outras apresentam distribuição restrita e com poucos indivíduos localmente (Hanski 1982; Heino 2005). Essas duas categorias de espécies em um mesmo grupo taxonômico podem ser estruturadas por processos distintos, por apresentarem histórias de vida, habilidade de dispersão, preferências ambientais e dinâmicas populacionais diferentes (McCauley 2007; Pandit, Kolasa & Cottenie 2009).

Alguns insetos aquáticos, apresentam uma distribuição restrita, pois têm requerimentos ecológicos que não permitem a colonização em locais degradados ou porque não possuem boa capacidade de dispersão e, por isso, são considerados bioindicadores de qualidade de habitat (Marchant 2007). No entanto, existem alguns táxons que colonizam muitos locais e apresentam alta densidade populacional, provavelmente, porque toleram os impactos e habitam tanto locais íntegros quanto degradados, além de serem bons competidores (Buss *et al.* 2004). Os Trichoptera, por exemplo, são táxons especialmente seletivos quanto aos microhabitats (Mackay & Wiggins 1979), visto que apresentam alta sensibilidade a alterações nos ecossistemas aquáticos (Maltchik *et al.* 2009), mas ainda não há um consenso sobre o potencial dispersivo destes grupos. Alguns autores verificaram que a maioria dos gêneros dessa

ordem apresenta dispersão lateral (entre riachos) limitada, devido ao voo curto dos adultos, geralmente seguindo áreas de vegetação ribeirinha (Collier & Smith 1998; Freitag 2004). Enquanto outros, ressaltam que estes grupos podem ser encontrados em ambientes separados por longas distâncias, provavelmente por apresentam também uma dispersão entre locais da mesma bacia na fase imatura por deriva, causada pela correnteza ou dispersão do adulto em busca de sítios nas nascentes para desova (Sode & Wiberg-Larsen 1993; Petersen & Masters 2004). Assim, estudos que visam avaliar as respostas das comunidades a alterações ambientais e a limites espaciais (distância geográfica) são essenciais para compreensão dos processos envolvidos na manutenção da diversidade destes grupos e, desta forma, poder utilizar de forma adequada estes táxons como indicadores de qualidade de habitat, assim como traçar estratégias eficazes para conservação da biodiversidade de riachos neotropicais (Sanvicente-Anorve *et al.* 2010).

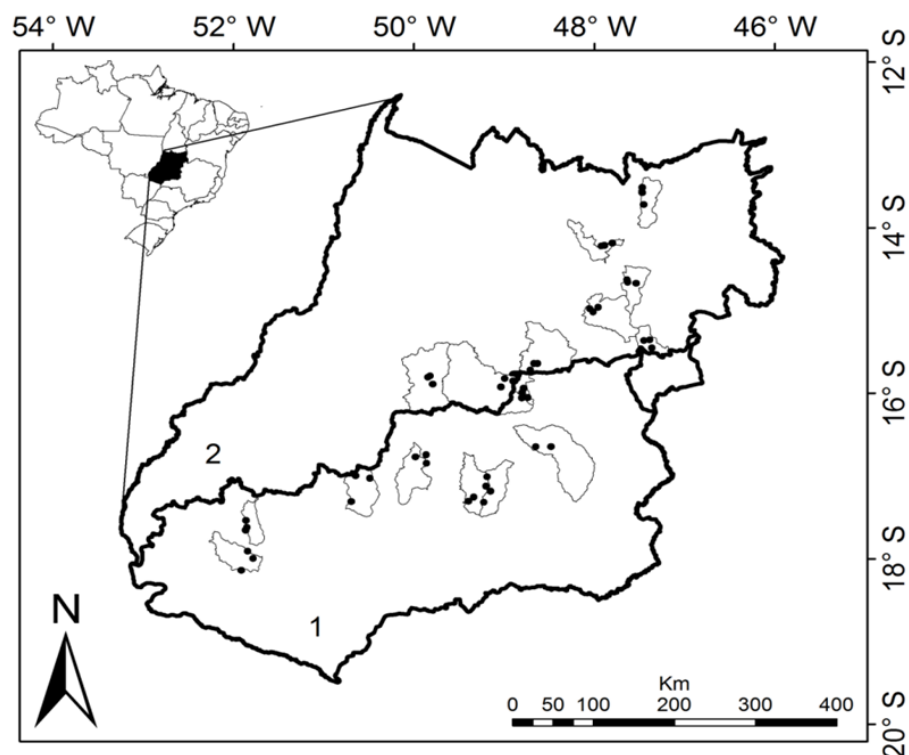
Nesse estudo, foi feita a distinção das comunidades de Trichoptera nos componentes relacionados à distribuição geográfica (restrito e amplo) visando identificar a importância relativa de processos locais e regionais na estruturação das comunidades. Uma das premissas deste trabalho é que os táxons com distribuição restrita são mais exigentes em relação às características ambientais e assim, a qualidade de habitat é fator determinante da composição desta comunidade mais do que aquelas com distribuição ampla (Pandit *et al.* 2009). Quando a disponibilidade ou qualidade de habitat são alteradas, o efeito pode ser maior sobre a abundância de especialistas, como já foi observado para invertebrados de costão rochoso (Pandit *et al.* 2009) e aves (Devictor, Julliard & Jiguet 2008). Assim, táxons com distribuição restrita apresentam maior vulnerabilidade à extinção local quando as condições de habitat são modificadas (Pandit *et al.* 2009).

Desta forma, o objetivo deste trabalho foi testar a importância relativa dos processos locais e regionais que explicam a mudança na composição e riqueza taxonômica das metacomunidades de Trichoptera, assim como investigar essa relação em comunidades distintas categorizadas em função da extensão da distribuição geográfica (ampla e restrita). Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses: *i*: A composição e riqueza taxonômica de Trichoptera são fortemente determinadas pelas condições ambientais; *ii*: A composição de comunidades de distribuição espacial restrita é mais afetada pelas variáveis ambientais locais, enquanto os táxons com distribuição ampla são mais influenciados por processos regionais.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Área de estudo***

O estudo foi realizado em 48 riachos de cabeceira, localizados em duas grandes Bacias Hidrográficas do bioma Cerrado, Bacia do Rio Tocantins, que está situada mais ao norte do Estado de Goiás (Figura 1) com áreas com predomínio de atividades agropecuárias, contrastando com áreas de elevada integridade ambiental, especialmente nas regiões de maior altitude. A bacia do Rio Paranaíba, por sua vez, é composta especialmente por grandes áreas de monocultura e pastagem. No entanto, esta bacia também possui regiões íntegras, principalmente nas áreas de preservação ambiental.



**Figura1:** Localização dos 48 riachos em oito sub-bacias das Bacia Hidrográficas do Rio Paraná (1) e do Rio Tocantins (2) situadas no Estado de Goiás.

A região de estudo apresenta um clima com temperaturas elevadas (média anual de 25,6 °C), chuvas no verão (outubro-março) e seca no inverno (abril-setembro) (Nimer 1979). As amostragens foram realizadas no período de seca de 2010 nos meses de julho e agosto, em função da maior representatividade da comunidade de insetos aquáticos neste período (Diniz-Filho, Oliveira & Silva 1998; Bispo *et al.* 2001).

### ***Coleta de dados em campo***

A coleta do material biológico foi realizada em córregos de 1ª à 3ª ordem, com profundidade máxima de 1m e substrato predominantemente composto de pedras e

folhiço. Em cada riacho foi determinado um transecto de 100m dividido em cinco trechos de 20m, nos quais o substrato de folhiço era revolvido utilizando o amostrador tipo Surber em dois pontos no fundo do riacho, totalizando 1m<sup>2</sup> de área coletada por riacho. As amostras foram fixadas em formol 5% em campo e transferidas para álcool 80% em laboratório. As identificações taxonômicas foram realizadas até o nível de gênero, com o uso de microscópio estereoscópico, utilizando as chaves taxonômicas de (Wiggin 1977; Merritt & Cummins 1996; Domínguez & Fernández 2001; Pes, Hamada & Nessimian 2005).

### ***Preditores Ambientais***

Em cada riacho foram amostradas as características estruturais de largura, vazão, altitude, integridade física de habitat e as seguintes variáveis físicas e químicas da água: pH, turbidez, condutividade elétrica, temperatura da água e oxigênio dissolvido, mensuradas com aparelhos digitais portáteis. A largura do canal foi determinada pela média de cinco medidas equidistantes (20m) ao longo do transecto. Nestes mesmos pontos foi medida a média da profundidade a partir de cinco sondagens de uma margem a outra. A velocidade da água foi mensurada usando o método do flutuador (Slobodchikoff 1977) e a vazão foi calculada pelo produto da velocidade média da água por uma área de secção feita no córrego (Lind 1979).

A integridade física para cada riacho foi determinada utilizando índice de integridade de habitat (IIH) desenvolvido por (Nessimian *et al.* 2008), que considera as condições ambientais pela avaliação visual relativa do uso da terra, da zona ripária, do corpo do rio e da morfologia do canal do rio. No IIH cada item é composto de 4 a 6 alternativas ordenadas em relação aos aspectos da integridade de habitat. Para garantir que cada ítem tenha o mesmo peso na análise, os valores observados são padronizados

em relação ao valor máximo para cada um. O índice final é o valor médio total das características amostradas, transformadas para produzir um índice que varia entre 0 e 1, diretamente relacionado com a integridade de habitats (Nessimian *et al.* 2008).

### ***Preditores espaciais***

Foram criadas matrizes de distância entre os locais utilizando análises de coordenadas principais de matrizes de vizinhança, extraídas dos autovetores dos coeficientes de autocorrelação da matriz de distância geográfica entre os riachos, que são conhecidas como filtros espaciais (Borcard *et al.* 2004; Diniz-Filho & Bini 2005; Griffith & Peres-Neto 2006). Neste método, as coordenadas geográficas são usadas para criar distâncias entre os riachos a partir de mapas de autovetores baseados em diferentes escalas ou estruturas espaciais (Nabout *et al.* 2009). Todos os autovetores com coeficientes I de Moran maiores que 0,5 foram utilizados na matriz de preditores espaciais.

A matriz de distância utilizada foi gerada pela Distância Euclidiana entre os riachos, pois descreve melhor as rotas de dispersão e os padrões espaciais das comunidades de Trichoptera do que a distância seguindo o curso do rio (Landeiro *et al.* 2011), visto que este grupo possui uma melhor habilidade dispersiva na fase adulta (alada).

### ***Análise dos dados***

Com exceção do pH e índice de integridade, todas as variáveis foram logaritimizadas e padronizadas. Posteriormente, foi verificada a existência de colinearidade entre elas utilizando Correlação de Pearson corrigida pela autocorrelação espacial. O padrão de autocorrelação espacial das riqueza taxonômica e para cada

variável ambiental foi analisado usando o coeficiente I de Moran calculado para dez classes de distâncias (até 50km, entre 51-100, 101-150, 151-200, 201-250, 251-300, 301-350, 351-400, 401-450 e finalmente entre 451-500km). Os valores positivos e significativos do coeficiente I de Moran indicam que os pares de locais de uma determinada classe de distância são similares, enquanto os negativos e significativos indicam dissimilaridade dos valores para as variáveis (Legendre & Legendre 1998; Heino *et al.* 2010). A significância do coeficiente *I* de Moran foi avaliada utilizando 999 permutações, com correlograma considerado significativo no nível de 0,01% ( $\alpha=0,01$ ), seguindo o critério de correção de Bonferroni:  $\alpha/k$ , onde  $k$  é o número de classes obtidas (Heino *et al.* 2010). A autocorrelação espacial da composição taxonômica de Trichoptera entre os pontos amostrais foi verificada pelo teste de Mantel entre a matriz biótica (dissimilaridade de Bray Curtis) e a matriz geográfica (distância Euclidiana), com significância estatística testada por 999 permutações (Dray & Legendre 2008).

Para determinar a distribuição restrita ou ampla dos insetos aquáticos, foi utilizada a abordagem de Levins (Krebs 1999), que calcula a especificidade da distribuição entre os ambientes estudados baseado na amplitude do nicho, em função da uniformidade da distribuição da abundância dos táxons nos riachos estudados:

$$B_j = \frac{1}{\sum_{i=1}^N P_{ij}^2}$$

(Eq.1)

Onde:  $B_j$  é a amplitude de nicho,  $P_{ij}$  é a proporção dos indivíduos do táxon  $j$  no ponto amostral  $i$ . Com isto, determina-se a extensão da distribuição de cada táxon independente das variáveis ambientais ou espaciais dos locais, evitando a circularidade das inferências (Pandit *et al.* 2009). Os valores foram colocados em ordem decrescente,

de forma que os 50% primeiros foram considerados os de distribuição ampla e os demais foram considerados os táxons de distribuição restrita, encontrados em poucos locais. Esta abordagem de desconstrução também foi utilizada por Pandit *et al.*(2009) para distinguir táxons de invertebrados aquáticos em especialistas e generalistas de habitat.

Para avaliar a importância relativa das variáveis espaciais e ambientais sobre a composição e riqueza taxonômica de Trichoptera, foram utilizadas análise de redundância parcial (RDAP) e regressão múltipla parcial, respectivamente. Estas são análises que utilizam a técnica de partição da variância, que quantifica as contribuições únicas e comuns das variáveis explanatórias (Legendre & Legendre 1998). A RDA faz uso de regressões múltiplas, detectando a resposta na mudança na composição de espécies a múltiplos preditores, nesse caso, matrizes de dados ambientais e espaciais, possibilitando a compreensão dos fatores relacionados com a estruturação das metacomunidades (Borcard, Legendre & Drapeau 1992; Beisner *et al.* 2006). Foi utilizada a correção de Hellinger para transformar a matriz da composição taxonômica por fornecer estimativas precisas em técnicas de partição de variância (Peres-Neto *et al.* 2006). Estas análises representam a soma dos efeitos lineares das variáveis, corrigidos para excluir a variação que é devido a outros fatores e o resíduo representa a variabilidade não explicada pelas variáveis incluídas no modelo. As frações dos coeficientes de variação ajustados ( $R^2$ ) derivadas destas análises representam (a) a variação explicada exclusivamente por fatores ambientais, (b) a variação ambiental espacialmente estruturada, (c) a variação que pode ser atribuída unicamente a fatores espaciais e (d) a variação residual, ou seja, não explicada por nenhum dos fatores analisados (Borcard *et al.* 1992; Legendre, Legendre & Peres-Neto 2005). A significância dos valores foi medida por teste de permutação usando 999 randomizações

(Peres-Neto *et al.* 2006). As análises da composição taxonômica foram realizadas utilizando todos os táxons e separados por categoria de distribuição, buscando avaliar o efeito dentro de cada uma. Para averiguar as variáveis que estruturam cada conjunto de dados (ambientais e espaciais), foram observados os scores da RDA. A RDA e os respectivos testes, assim como o teste de Mantel e PCA foram feitos no programa R (R Development Core Team, 2011), utilizando a função *varpart* no pacote *Vegan* (Oksanen *et al.* 2012) enquanto a regressão múltipla foi realizada no programa Matlab. As correlações foram realizadas utilizando o programa Spatial Analysis in Macroecology v.4.0, SAM (Rangel, Diniz-Filho & Bini 2010).

## RESULTADOS

### *Composição da comunidade de Trichoptera*

Nos 48 córregos da bacia do Rio Tocantins e Rio Paranaíba foram coletados 6.593 indivíduos da ordem Trichoptera, pertencentes a 26 gêneros de 11 famílias (Tabela 1). Os gêneros mais abundantes foram *Smicridea* (Hidropsychidae) com 3.892 espécimes ocorrentes em todos os riachos amostrados ( $81,08 \pm 93,71$ ; média  $\pm$  desvio padrão), seguido por *Chimarra* (Philopotamidae) com 921 indivíduos em 25 riachos ( $19,19 \pm 42,64$ ). Os 13 gêneros considerados como de distribuição restrita tiveram índice de Levins menores que 5,0, enquanto os 13 de distribuição ampla apresentaram valores deste índice entre 5,77 e 23,686 (Tabela 1).

Tabela 1: Média, desvio padrão e o índice de Levins dos gêneros da Ordem Trichoptera encontrados nos riachos das Bacias do Rio Tocantins e Paranaíba, Goiás, no período de seca de 2010.

<b>Família</b>	<b>Gênero</b>	<b>Média da abundância (desvio padrão)</b>	<b>Índice de Levins (* Restritos)</b>
Calamoceratidae	<i>Phylloicusspp.</i>	3,95 (6,76)	12,24
Ecnomiidae	<i>Austrotinodesspp.</i>	0,12 (0,48)	1,00*
Glossosomatidae	<i>Itauara spp.</i>	0,67 (1,99)	4,83*
	<i>Mortoniella spp.</i>	2,08 (8,91)	2,48*
Helicopsychidae	<i>Helicopsyche spp.</i>	1,60 (4,60)	5,19
Hydrobiosidae	<i>Atopsyche spp.</i>	3,41 (7,99)	7,40
Hydropsychidae	<i>Leptonema spp.</i>	7,16 (7,26)	23,68
	<i>Macronemaspp.</i>	0,60 (1,09)	11,21
	<i>Macrostemumspp.</i>	2,14 (8,33)	2,98*
	<i>Smicrideaspp.</i>	81,08 (93,71)	20,55
Hydroptiliidae	<i>Alisotrichiaspp.</i>	0,25 (0,96)	3,00*
	<i>Hydroptila spp.</i>	0,39 (1,07)	5,73
	<i>Metrichia spp.</i>	0,04 (0,19)	2,00*
	<i>Neotrichia spp.</i>	2,60 (7,78)	4,83*
	<i>Oxyethira spp.</i>	0,89 (2,26)	6,49*
	<i>Protoptila spp.</i>	0,56 (1,89)	3,89*
Leptoceridae	<i>Gênero A spp.</i>	0,29 (1,05)	3,38*
	<i>Nectopsyche spp.</i>	3,48 (8,17)	7,36
	<i>Oecetis spp.</i>	1,14 (1,94)	12,35
	<i>Triplectides spp.</i>	0,50 (1,72)	3,74*
Odontoceridae	<i>Marilia spp.</i>	1,94 (3,16)	13,12
Philopotamidea	<i>Chimarra spp.</i>	19,19 (42,64)	8,08
	<i>Wormaldia spp.</i>	0,54 (2,33)	2,45*
Polycentropodidae	<i>Cernotina spp.</i>	0,12 (0,33)	7,20
	<i>Cyrnellus spp.</i>	1,75 (3,68)	8,86
	<i>Polyplectropus spp.</i>	0,77 (2,48)	4,24*

### ***Caracterização ambiental***

As variáveis largura do riacho e altitude foram retiradas das análises subsequentes, por apresentarem alta colinearidade com outras variáveis (vazão e temperatura, respectivamente) que foram utilizadas nas análises subsequentes. O primeiro eixo da PCA explicou 25,45% da variação destes dados ambientais, que foi retido para avaliar se há autocorrelação espacial deste preditor, isto é, se existe uma dependência espacial maior que o esperado ao acaso para este conjunto de dados (Legendre & Legendre 1998). As variáveis ambientais apresentaram grande variação entre os pontos amostrais (Tabela 2). Também foi observado que as mesmas não possuem dependência espacial, com autocorrelação espacial positiva, mas não

significativa para as primeiras classes de distância (coeficiente I de Moran,  $p < 0,01$ ). Isso indica que mesmo locais separados por distâncias inferiores a 150 km não apresentam valores similares para as variáveis ambientais (Figura 2).

Tabela 2 – Médias e desvios padrão, mínima e máxima, valores do coeficiente I de Moran e o nível de significância (p) para o teste de autocorrelação espacial para as variáveis ambientais dos riachos das Bacias do Rio Tocantins e Paranaíba, Goiás.

<b>Variáveis ambientais</b>	<b>Média</b>	<b>DP</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>	<b>I</b>	<b>p</b>
Condutividade ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	41,54	49,67	0,10	185,90	0,321	0,102
Integridade de hábitat (IIH)	0,77	0,12	0,51	0,98	0,230	0,049
pH	7,46	0,85	5,51	8,83	-0,271	0,116
Oxigênio Dissolvido (mg/L)	8,89	1,67	6,50	15,60	0,535	0,400
Temperatura da água ( $^{\circ}\text{C}$ )	21,68	2,23	17,8	28,90	-0,201	0,080
Turbidez (NTU)	12,46	22,93	0,98	120,00	-0,239	0,181
Vazão ( $\text{m}^3/\text{s}$ )	0,38	0,43	0,01	0,65	-0,161	0,424

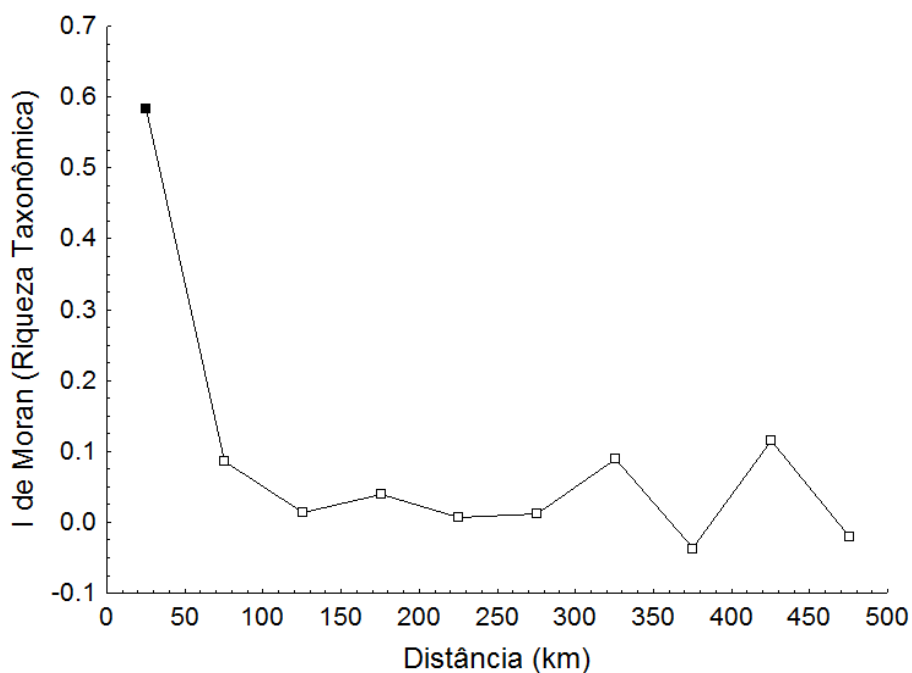


Figura 2: Correlograma (I de Moran) do padrão espacial entre as dez classes de distância (máximo de 500km) da riqueza taxonômica. O ponto preenchido representa o valor significativo ( $p < 0.01$ ) do Índice de Moran (I).

A metacomunidade de Trichoptera apresenta estrutura espacial considerando a riqueza taxonômica para a primeira classe de distância (50km), mas não para as demais (Figura 2). Assim, em riachos muito próximos a riqueza taxonômica é mais similar do que entre riachos distantes. No entanto, não foi observada uma alta correlação espacial ( $I = 0.192$ ,  $p = 0.001$ ) para a composição taxonômica, refletindo que mesmo os riachos próximos apresentam alta dissimilaridade faunística.

### ***Efeito dos fatores espaciais e ambientais***

Todos os modelos apresentaram preditores significativos (Figura 3), mas a utilização de modelos com desconstrução da comunidade em grupos determinados por atributos dos táxons contribuiu para maior explicação da variação da composição. Na

partição de variância utilizando todos os táxons, a explicação do modelo foi de 22% enquanto utilizando os táxons separados pela desconstrução da comunidade foi de 30%.

Os fatores locais e o regionais (variáveis ambientais e distância geográfica entre os riachos) contribuíram para a variação da composição taxonômica de Trichoptera, no entanto, o fator ambiental exerceu maior influência, com 16,2% da variação total (Fig. 3). Resultado similar foi encontrado para os taxa com distribuição ampla, que apresentam maior explicação pelos processos locais (variáveis ambientais: 21,4% e espaciais: 6%). Isto não foi encontrado para gêneros de distribuição restrita, cujo modelo teve uma explicação residual de 92,6% e os fatores ambientais explicaram apenas 0,5% (com uma significância marginal de  $p=0.049$ ), enquanto o preditor de distância não foi relacionado com a mudança na composição destes táxons. A variação da riqueza taxonômica da comunidade de Trichoptera foi espacialmente estruturada, com valores semelhantes em riachos vizinhos, como já foi observado no correlograma de I de Moran (Fig. 2).

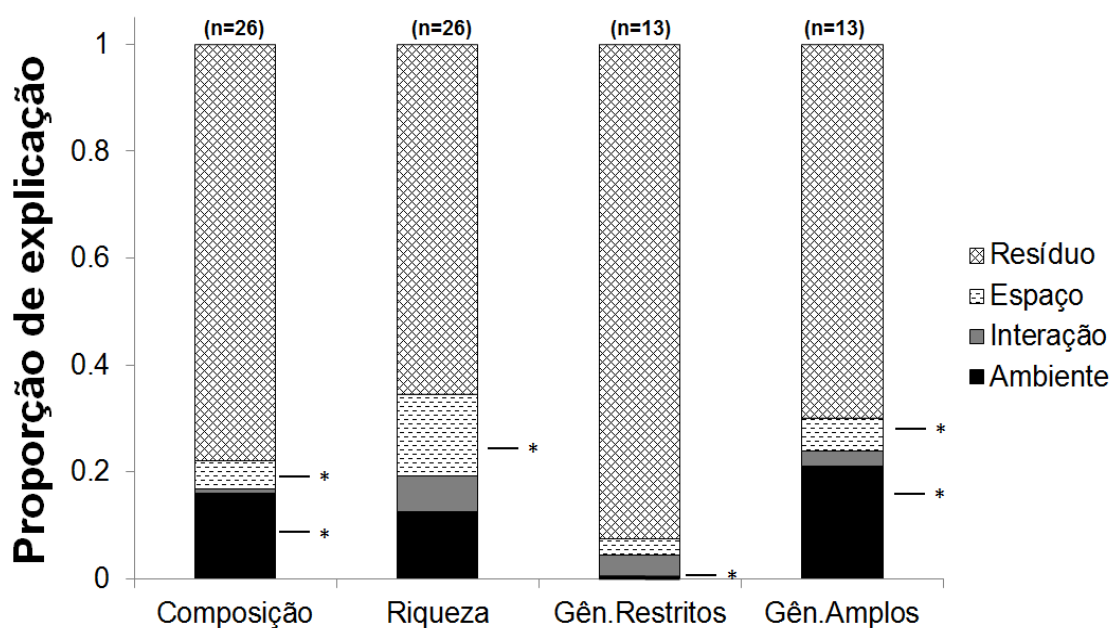


Figura 3 - Resultados das Análises de Redundância parcial (RDAP) para os dados de riqueza estimada (Jackknife1) de Trichoptera e composição, considerando todos os gêneros e os subconjuntos de gêneros com distribuição restrita e ampla. A variância foi significativa a um nível inferior a 0,05% (\*) e a importância relativa de cada parâmetro está representada pelo  $R^2$  ajustado.

As variáveis condutividade elétrica, índice de integridade física e oxigênio dissolvido foram os principais preditores da variação ambiental nos riachos estudados, que foi responsável pela mudança na composição inteira de Trichoptera e dos táxons comuns (distribuição ampla). Para os táxons raros, as variáveis vazão e condutividade elétrica foram as que causaram parte da estruturação da comunidade. Entre os filtros espaciais, o primeiro e o quarto foram os mais relacionados com a riqueza taxonômica de Trichoptera. Estes representam os padrões espaciais mais finos e os mais grosseiros (escala mais ampla).

## **DISCUSSÃO**

A utilização do princípio de desconstrução para metacomunidades de Trichoptera, em táxons de distribuição ampla e restrita, contribuiu para melhor compreensão de como os fatores locais e regionais afetam a mudança na composição das comunidades de Trichoptera coletados no Cerrado de Goiás. Foi observado que ao desconstruir a composição da comunidade, uma maior proporção de explicação foi extraída do modelo em comparação com o que utilizou todos os táxons. Esta abordagem permite uma representação mais fiel dos processos naturais (Blamires *et al.* 2008; Juen & De Marco 2011; Marquet *et al.* 2004; Terribile *et al.* 2009).

De modo geral, os resultados indicam maior importância dos processos locais (em relação aos regionais) como preditores da mudança na composição de Trichoptera em riachos. Provavelmente, a comunidade de Trichoptera apresenta táxons especialmente seletivos quanto aos microhabitats, além de muito sensíveis a alterações nos ecossistemas aquáticos (Buss *et al.* 2002; Marchant 2007; Arimoro & Ikomi 2009). Este resultado foi semelhante ao detectado para as comunidades de Trichoptera em igarapés da Amazônia (Landeiro *et al.* 2012), que ressaltam a importância da integridade física dos ambientes aquáticos, em detrimento da distância geográfica, para a manutenção da diversidade desta ordem. Outros estudos de diversas regiões do mundo relatam a estreita relação destes insetos com as características locais relacionadas com a qualidade de habitat, disponibilidade de recursos e integridade da água, que atuam provavelmente como filtros ambientais para a substituição e permanência de espécies nos ambientes (Buss *et al.* 2002, 2004; Heino *et al.* 2007; Jabot, Etienne & Chave 2008; Chakona, Phiri & Day 2008; Hering *et al.* 2009; Ruiz-García, Márquez-Rodríguez & Ferreras-Romero 2012). Outros estudos também verificaram uma maior explicação pelos fatores ambientais em detrimento da distância geográfica, reforçando que para o nível taxonômico utilizado, estes organismos não possuem limites de dispersão que impeçam distribuições mais amplas (Petersen & Masters 2004; Heino *et al.* 2012; Landeiro *et al.* 2012).

Os processos regionais ditados pela habilidade de dispersão não tiveram forte relação com a mudança da composição de Trichoptera, provavelmente, porque estes possuem diferentes formas de dispersão. Durante a fase de ninfa, os trichópteros se deslocam longitudinalmente (da montante para a jusante) por deriva na correnteza, colonizando ambientes de maior porte (Sode & Wiberg-Larsen 1993), mas ao emergir como adulto alado, os trichópteros tendem a procurar ambientes de nascente ideais para

reprodução e desenvolvimento de seus ovos e ninfas, seguindo corredores de mata ciliar em direção a diferentes nascentes da bacia hidrográfica, o que pode propiciar um aumento da amplitude da distribuição (Pertersen et al 2004). Outro tipo de dispersão é a lateral entre riachos de mesma bacia ou de bacias diferentes (Landeiro *et al.* 2011), mas esta movimentação depende da densidade da cobertura vegetal ou da conectividade dos fragmentos florestais na matriz entre as nascentes (Collier & Smith 1998).

Considerando os táxons separados de acordo com os atributos, também foi verificado maior explicação pelos fatores ambientais, principalmente para os de distribuição ampla, ao contrário das expectativas iniciais. Os táxons de distribuição restrita não apresentaram uma especialidade de habitat maior que os grupos amplamente distribuídos, mas também não foi explicado pela limitação de dispersão, como verificadopara macroinvertebrados neotropicais(Siqueira *et al.* 2011). O padrão de composição destes táxons, provavelmente é explicado por variáveis locais relacionadas à interação de espécies (Siqueira *et al.* 2011) ou tipo e qualidade de substrato (Buss *et al.* 2004; Costa & Melo 2007), mas que não foram amostrados neste estudo. Outros trabalhos verificaram resultados distintos aos deste trabalho, como Pandit *et al.*(2009) em comunidade de invertebrados em costão, e para comunidades de Odonata(McCauley 2007; Juen & De Marco 2011). Estes autores observaram que as espécies de distribuição restrita apresentavam uma maior relação com a variação ambiental e que as de ampla distribuição, além de maior capacidade dispersiva,eram mais tolerantes à mudanças nas condições ambientais e por isso menos influenciadas por processos locais.

As variáveis locais mais importantes para a variação ambiental e, conseqüentemente, responsáveis pela estruturação das comunidades com todos os tricópteros e para os táxons comuns foram condutividade elétrica, índice de integridade

física e oxigênio dissolvido. Considerando somente os táxons de distribuição restrita, as variáveis condutividade e vazão da água foram as mais importantes para resumir a variação ambiental relacionada com estas espécies. Na escala local, as variáveis condutividade e índice de integridade representam muito do padrão de uso do solo da bacia hidrográfica. Em ambientes com intensa atividade pastoril a condutividade elétrica é muito elevada, comparada com áreas íntegras que possuem baixos valores desta variável, provavelmente devido a maior entrada de micronutrientes oriundos do ambiente terrestre adjacente que podem aumentar a quantidade de íons na água (Primavesi *et al.* 2002; Rocha *et al.* 2009). Além disso, a condutividade elétrica pode influenciar diretamente a biomassa de fitoplâncton que são fontes alimentares para alguns táxons de Trichoptera (Rocha *et al.* 2009). No entanto, esta variável também está relacionada com o aumento do assoreamento que causa homogeneização dos habitats, com consequente perda de espécies (Goulart & Callisto 2003). A outra variável ambiental importante para explicação da composição foi o índice de integridade ambiental que considera características dos sistemas aquáticos como as condições da vegetação ripária e de barrancos, morfologia do canal, além de outras características que podem ser relacionadas diretamente com a intensidade do padrão do uso da terra adjacente ao corpo aquático (Nessimian *et al.* 2008). As modificações físicas na bacia de drenagem em função, principalmente, da agropecuária são responsáveis pelo aumento da incidência de luz e de matéria orgânica e inorgânica, além de potencializar assoreamentos que podem causar severos efeitos sobre a riqueza e composição da biota aquática (Niyogi *et al.* 2007).

Neste trabalho, a riqueza taxonômica da comunidade de Trichoptera apresentou forte estrutura espacial, com valores semelhantes de riqueza em riachos próximos, independente das condições ambientais locais. Esta relação pode ser devido à

autocorrelação espacial do número de espécies locais que cada riacho comporta, causado provavelmente pela disponibilidade de recursos ou alguma outra variável ambiental que possui autocorrelação espacial, mas que não podemos identificar por não ter sido avaliada (Diniz-Filho *et al.* 2012b). A degradação ambiental causada pelo uso do solo, por exemplo, é autocorrelacionada espacialmente por depender da geomorfologia da região (Griffith *et al.* 2002; Kasangaki, Chapman & Balirwa 2008). Os locais que possuem maior degradação ambiental apresentam menor disponibilidade de recursos que locais íntegros, e que por sua vez, podem comportar maior riqueza de espécies (Gergel *et al.* 2002; Buss & Salles 2007). Desta forma, para que haja uma explicação mais fiel dos processos que determinam o padrão de riqueza de Trichoptera na escala estudada, é necessária uma investigação dos fatores regionais (paisagem, uso do solo e geomorfologia), assim como de tipos e disponibilidade de habitat em um escala local (Costa & Melo 2007) e dos processos de autocorrelação espacial que influenciam tais fatores (Diniz-Filho *et al.* 2012b).

Os resultados, então, indicam o modelo *species sorting* como o principal mecanismo responsável pela mudança na composição de Trichoptera em riachos de Cerrado, assim como verificado para invertebrados de regiões temperadas e tropicais (Vinson & Hawkins 1998; Vanschoenwinkel *et al.* 2007; Siqueira, Roque & Trivinho-Strixino 2008). Além destes, as comunidades vegetais tropicais na Amazônia (Duivenvoorden, Svenning & Wright 2006) e vários grupos de vertebrados na Inglaterra, também não sofreram grande influência da habilidade das espécies em localizar habitats disponíveis, mas foi determinada principalmente pela heterogeneidade ambiental, o que reforça a importância em preservar os habitats naturais para manutenção da diversidade destes organismos (Harrison, Norris & Wilkinson 2007).

Por outro lado, alguns estudos relatam diferentes respostas de comunidades aquáticas aos fatores espaciais ou ambientais. Beisner *et al.*(2006) verificaram efeitos dos fatores ambientais em comunidades de microorganismos, mas para zooplâncton, tanto os efeitos ambientais e espaciais foram responsáveis pela a estruturação da comunidade, enquanto que para peixes e fitoplâncton nenhum dos preditores exerceu relação com a mudança na composição das comunidades. Estudo com diatomáceas em riachos da Finlândia, no entanto, revelou a prevalência de fatores espaciais na estruturação das comunidades, provavelmente devido ao limitado potencial dispersivo destes organismos. A Teoria Neutra e do Nicho são dois extremos de um contínuo de processos que estruturam comunidades e que os dois fatores em questão (ambiental e espacial) não são antagonistas, mas complementares na determinação da composição de espécies em comunidades locais interligadas por dispersão. Alguns autores sugerem a união das duas teorias para formar um gradiente de processos que controlam as comunidades(Gravel *et al.* 2006; Massol *et al.* 2011).

É importante salientar, que a para compreender os fatores que determinam a mudança na composição de espécies em riachos também é necessário que futuros trabalhos adicionem novas variáveis aos modelos, como características da paisagem, clima ou histórico de exploração antrópica da bacia hidrográfica(Hoffmann & Dodson 2005; Dodson, Newman & Will-Wolf 2009), assim como incluir características filogenéticas (Cadotte *et al.* 2010; Leibold, Economo & Peres-Neto 2010) e funcionais das espécies(Tomanova, Moya & Oberdorff 2008). Além disso, as interações bióticas também podem atuar como fortes estruturadores das comunidades aquáticas e precisam ser utilizadas como preditoras, principalmente, em estudos experimentais que poderiam elucidar o controle causado por predadores em comunidades de presas e desta forma,

entender melhor os determinantes da diversidade aquática (Rosenberg & Resh 1993; Polis, Anderson & Holt 1997; Chase *et al.* 2009).

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Este trabalho indica que a composição da comunidade de Trichoptera em nascentes do Cerrado é afetada, principalmente pelos processos ambientais locais, em especial os táxons de distribuição ampla que possuem alta habilidade de dispersão e por isso, a distância entre os riachos é pouco importante para sua colonização. Como estes organismos possuem distintas formas de dispersão, são as características ambientais que definem o processo de colonização e fixação destes taxons nos habitats aquáticos. Dentre as variáveis ambientais, a condutividade elétrica foi a única que influenciou os gêneros independente do tipo de distribuição, sendo que os de distribuição ampla, foram também influenciados pelo índice de integridade física de hábitat (IIF) e oxigênio dissolvido, enquanto os restritos por vazão. Estas são diretamente relacionadas com o padrão de uso do solo, o que sugere a necessidade de avaliar os efeitos de variáveis em escalas regionais em estudos futuros, para uma maior compreensão dos processos estruturantes das comunidades em riachos. Entretanto, os raros, apresentam uma fraca relação com o ambiente e, provavelmente, possuem influência de preditores ambientais que não foram amostrados.

Estes insetos aquáticos são comumente utilizados em programas de avaliação de integridade ambiental devido sua alta sensibilidade às condições ambientais. Nosso estudo, confirma esta relação para riachos de Cerrado e reforça a necessidade de cautela no uso único da riqueza taxonômica para avaliação de impacto ambiental, sem levar em consideração a mudança na composição das espécies, pois, as mudanças ambientais causam principalmente uma substituição de espécies, sem necessariamente alterar a

riqueza taxonômica. A avaliação dos preditores responsáveis pelas mudanças na composição e na riqueza taxonômica de organismos aquáticos pode contribuir para melhor compreensão da diversidade em ambientes aquáticos, principalmente com o uso da desconstrução da comunidade em função de atributos biológicos e ecológicos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler P.B., Hillerislambers J. & Levine J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology letters***10**, 95–104.
- Arimoro F.O. & Ikomi R.B. (2009) Ecological integrity of upper Warri River, Niger Delta using aquatic insects as bioindicators. *Ecological Indicators***9**, 455–461.
- Azeria E.T., Fortin D., Hébert C., Peres-Neto P., Pothier D. & Ruel J.-C. (2009) Using null model analysis of species co-occurrences to deconstruct biodiversity patterns and select indicator species. *Diversity and Distributions***15**, 958–971.
- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindstrom 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.
- Bispo P.C., Oliveira L.G., Cresci V.L. & Silva M.M. (2001) A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensis***13**, 01–09.
- Blamires D., De Oliveira G., De Souza Barreto B. & Diniz-Filho J.A.F. (2008) Habitat use and deconstruction of richness patterns in Cerrado birds. *Acta Oecologica***33**, 97–104.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C. & Tuomisto H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology***85**, 1826–1832.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology***73**.
- Buss D.F., Baptista D.F., Nessimian J.L. & Egler M. (2004) Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia***518**, 179–188.
- Buss D.F., Baptista F., Silveira M.P., Nessimian J.L. & Dorvill F.M. (2002) Influence of water chemistry and environmental degradation on macroinvertebrate assemblages in a river basin in south-east Brazil. 125–136.

- Buss D.F. & Salles F.F. (2007) Using baetidae species as biological indicators of environmental degradation in a Brazilian river basin. *Environmental monitoring and assessment***130**, 365–72.
- Cadotte M.W., Jonathan Davies T., Regetz J., Kembel S.W., Cleland E. & Oakley T.H. (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology letters***13**, 96–105.
- Chakona A., Phiri C. & Day J. a. (2008) Potential for Trichoptera communities as biological indicators of morphological degradation in riverine systems. *Hydrobiologia***621**, 155–167.
- Chase J.M., Biro E.G., Ryberg W. a & Smith K.G. (2009) Predators temper the relative importance of stochastic processes in the assembly of prey metacommunities. *Ecology letters***12**, 1210–8.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics***31**, 343–358.
- Chust G., Pretus J.L., Ducrot D. & Ventura D. (2004) Scale dependency of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecology***19**, 41–57.
- Collier K.J. & Smith B.J. (1998) Dispersal of adult caddisflies ( Trichoptera ) into forests alongside three New Zealand streams. *Hydrobiologia***361**, 53–65.
- Costa S.S. & Melo A.S. (2007) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia***598**, 131–138.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters***8**, 1175–82.
- Devictor V., Julliard R. & Jiguet F. (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos***117**, 507–514.
- Diniz-Filho J.A.F. & Bini L.M. (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography***14**, 177–185.
- Diniz-Filho J.A.F., Oliveira L.G. & Silva M. (1998) Explaining the beta diversity of aquatic insects in Cerrado streams from central Brazil using multiple Matel Test. *Revista Brasileira de Biologia***58**, 223–231.
- Diniz-Filho J.A.F., Rangel T.F. & Dos Santos M.R. (2012a) Extreme deconstruction supports niche conservatism driving New World bird diversity. *Acta Oecologica***43**, 16–21.
- Diniz-Filho J.A.F., Siqueira T., Padiá A.A., Rangel T.F., Landeiro V.L. & Bini L.M. (2012b) Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos***121**, 201–210.

- Dodson S.I., Newman A.L. & Will-Wolf S. (2009) The relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of Plankton Research***31**, 93–100.
- Domínguez E. & Fernández H.R. (2001) *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Editora Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Dray S. & Legendre P. (2008) Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology***89**, 3400–12.
- Driscoll D. & Lindenmayer D. (2009) Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. *Ecological Monographs***79**, 485–501.
- Duivenvoorden, J F Svenning J.C. & Wright S.J. (2006) Beta Diversity in Tropical Forests. *Science***295**, 223–231.
- Freitag H. (2004) Composition and Longitudinal Patterns of Aquatic Insect Emergence in Small Rivers of Palawan Island, the Philippines. *International Review of Hydrobiology***89**, 375–391.
- Fuller M.M., Romanuk T.N., Kolasa J. & Québec U. Community Structure and Metacommunity Dynamics of Aquatic Invertebrates : a Test of the Neutral Theory.
- Gergel S.E., Turner M.G., Miller J.R., Melack J.M. & Stanley E.H. (2002) Landscape indicators of human impacts to riverine systems. *Aquatic Sciences***64**, 118–128.
- Goulart M. & Callisto M. (2003) Bioindicadores de qualidade de água como ferramenta em estudos de impacto ambiental. *Revista da FAPAM***2**, 0–9.
- 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**, 2603–13.
- Griffith J.A., Martinko E.A., Whistler J.L. & Price K.P. (2002) Interrelationships among Landscapes , NDVI , and Stream Water Quality in the U . S . Central Plains. *Ecological Applications***12**, 1702–1718.
- Hanski I. (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos***38**, 210–221.
- Harrison E.T., Norris R.H. & Wilkinson S.N. (2007) Can an indicator of river health be related to assessments from a catchment-scale sediment model? *Hydrobiologia***600**, 49–64.
- Hawkins B. a, Diniz-Filho J.A.F., Jaramillo C. a & Soeller S. a (2007) Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American naturalist***170**, 16–27.

- Heino J. (2005) Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects : a consequence of niche breadth or niche position ? *Ecography***3**, 345-354.
- Heino J., Bini L.M., Karjalainen S.M., Mykrä H., Soininen J., Vieira L.C.G., *et al.* (2010) Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos***119**, 129–137.
- 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., Mykrä H., Kotanen J. & Muotka T. (2007) Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography***30**, 217–230.
- Hering D., Schmidt-Kloiber A., Murphy J., Lücke S., Zamora-Muñoz C., López-Rodríguez M.J., *et al.* (2009) Potential impact of climate change on aquatic insects: A sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. *Aquatic Sciences***71**, 3–14.
- Hoffmann M.D. & Dodson S.I. (2005) Landuse, primary productivity, and lake area as descriptors of zooplankton diversity. *Ecology***86**, 255–261.
- Hubbell S.P. (2004) The unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography:Replay. *Ecology***11**, 3175–3178.
- Hubbell S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson E.G. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology***22**, 415–427.
- Jabot F., Etienne R.S. & Chave J. (2008) Reconciling neutral community models and environmental filtering : theory and an empirical test. *Oikos***117**, 1308–1320.
- Juen L. & De Marco P. (2011) Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity***4**, 265–274.
- Kasangaki A., Chapman L.J. & Balirwa J. (2008) Land use and the ecology of benthic macroinvertebrate assemblages of high-altitude rainforest streams in Uganda. *Freshwater Biology***53**, 681–697.
- Krebs C.J. (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. University of British Columbia.
- Kunin W.E. & Gaston K.J. (1993) The Biology of Rarity: Patterns, Causes and consequences. *Trends in ecology & evolution***8**, 298–301.

- 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.
- Landeiro V.L., Magnusson W.E., Melo A.S., Espírito-Santo H.M.V. & Bini L.M. (2011) Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology***56**, 1184–1192.
- Legendre P. (2007) Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology***1**, 3–8.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P., Legendre L. & Peres-Neto P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs***74**, 435–450.
- Leibold M. a, Economo E.P. & Peres-Neto P. (2010) Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters***13**, 1290–9.
- Leibold M. a & McPeck M. a (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology***87**, 1399–410.
- Leibold M. a., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters***7**, 601–613.
- Lind O. (1979) *Handbook of Common Methods in Limnology*. The C.V. Mosby Company, St. Louis, MO.
- Mackay R.J. & Wiggins G.B. (1979) Ecological diversity in Trichoptera. *Annual Review of Entomology***24**, 185–208.
- Maltchik L., Stenert C., Spies M.R. & Siegloch E. (2009) Diversity and Distribution of Ephemeroptera and Trichoptera in Southern Brazil Wetlands. *Journal of the Kansas Entomological Society***82**, 160–173.
- Marchant R. (2007) The use of taxonomic distinctness to assess environmental disturbance of insect communities from running water. *Freshwater Biology***52**, 1634–1645.
- Marquet P.A., Fernández M., Navarrete S.A. & Valdovinos C. (2004) Diversity emerging: towards a deconstruction of biodiversity patterns. Pp: 191-209. In: *Frontiers of Biogeography: New directions in the Geography of Nature*. (Eds M. Lomolino & L. Heaney), pp. 191–209.
- Massol F., Calcagno V. & Massol J. (2009) The metapopulation fitness criterion: proof and perspectives. *Theoretical population biology***75**, 183–200.

- Massol F., Gravel D., Mouquet N., Cadotte M.W., Fukami T. & Leibold M. a (2011) Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology letters***14**, 313–23.
- McCauley J.S. (2007) The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos***116**, 121–133.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. (1996) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, 4<sup>a</sup> ed. Kdall Hunt Publishing Company, Iowa.
- Miller T.E. & Kneitel J.M. (2005) Inquiline communities in pitcher plants as a prototypical metacommunity. In: *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. (Eds M. Holyoak, M. a Leibold & R.D. Holt), pp. 122–145. University of Chicago Press, Illinois.
- Mouchet M. & Mason N.W.H. (2008) Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos***117**, 794–800.
- Mouquet N. & Loreau M. (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American naturalist***162**, 544–57.
- Nabout J.C., Siqueira T., Bini L.M. & Nogueira I.D.S. (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica***35**, 720–726.
- Nessimian J.L., Venticinque E.M., Zuanon J., Marco P., Gordo M., Fidelis L., *et al.*(2008) Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia***614**, 117–131.
- Nimer E. (1979) *Climatologia do Brasil*, Superinten. IBGE, Rio de Janeiro.
- Niyogi D.K., Koren M., Arbuckle C.J. & Townsend C.R. (2007) Stream communities along a catchment land-use gradient: subsidy-stress responses to pastoral development. *Environmental management***39**, 213–25.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., B, O’Hara R. & L, Simpson G. (2012) vegan: Community Ecology Package (R package version 1.17-6).
- Pandit S.N., Kolasa J. & Cottenie K. (2009) Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology***90**, 2253–62.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology***87**, 2614–25.
- Pes A.M.O., Hamada N. & Nessimian J.L. (2005) Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia***181**, 181–204.

- Petersen I. & Masters Z. (2004) Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. 934–950.
- Polis G.A., Anderson W.B. & Holt R.D. (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics***28**, 289–316.
- Primavesi O., Freitas A.R. De, Primavesi A.C. & Torres H. (2002) Water Quality of the Canchim ' s Creek Watershed in São Carlos , SP , Brazil , Occupied by Beef and Dairy Cattle Activities. *Brazilian Archives of Biology and Technology***45**, 209–217.
- Rangel T.F.L.V.B., Diniz-Filho J.A.F. & Bini L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography***54**, 33–46.
- Rocha R.R.A., Thomaz S.M., Carvalho P. & Gomes L.C. (2009) Modeling chlorophyll-a and dissolved oxygen concentration in tropical floodplain lakes ( Paraná River , Brazil ). *Brazilian journal of biology***69**, 491–500.
- Rosenberg D. & Resh V.H. (1993) *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York.
- Ruiz-García A., Márquez-Rodríguez J. & Ferreras-Romero M. (2012) Implications of anthropogenic disturbance factors on the Trichoptera assemblage in a Mediterranean fluvial system: Are Trichoptera useful for identifying land-use alterations? *Ecological Indicators***14**, 114–123.
- Sanvicente-Anorve L., Sanchez-Ramirez M., Ocana-Luna a., Flores-Coto C. & Ordonez-Lopez U. (2010) Metacommunity structure of estuarine fish larvae: the role of regional and local processes. *Journal of Plankton Research***33**, 179–194.
- Siqueira T., Bini L.M., Roque F.O., Marques Couceiro S.R., Trivinho-Strixino S. & Cottenie K. (2011) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography***34**, 001–010.
- Siqueira T., De Oliveira Roque F. & Trivinho-Strixino S. (2008) Species richness, abundance, and body size relationships from a neotropical chironomid assemblage: Looking for patterns. *Basic and Applied Ecology***9**, 606–612.
- Slobodchikoff C.N. & E P.J. (1977) Seasonal diversity in aquatic insect communities in an all-year stream system. *Hydrobiologia***52**, 143–151.
- Sode A. & Wiberg-Larsen P. (1993) Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biology***30**, 439–446.
- Terribile L.C., Diniz-Filho J.A.F., Rodríguez M.Á. & Rangel T.F.L.V.B. (2009) Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography***18**, 123–136.

- Tomanova S., Moya N. & Oberdorff T. (2008) Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River research and applications***24**, 1230–1239.
- Tuomisto H. & Ruokolainen K. (2006) Analyzing Beta, Explaining Understanding, Diversity Of, Targets Methods, Different Analysis. *Ecology***87**, 2697–2708.
- Vanschoenwinkel B., De Vries C., Seaman M. & Brendonck L. (2007) The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos***116**, 1255–1266.
- Vinson M.R. & Hawkins C.P. (1998) Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual review of entomology***43**, 271–93.
- Wiggins GB (1977) *Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera)*.  
Editora University of Toronto, Toronto.

## **Capítulo 2**

### **Resposta taxonômica e de grupos funcionais de Trichoptera às alterações nos padrões na paisagem em múltiplas escalas**

## **Resposta taxonômica e de grupos funcionais de Trichoptera às alterações nos padrões na paisagem em múltiplas escalas**

Autores:

Juliana Simião Ferreira<sup>1,2</sup>

Carolina Costa Corrêa<sup>2</sup>

Paulo De Marco Jr.<sup>2</sup>

Ronaldo Angelini<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Pesquisas Ecológicas e Educação Científica-LAPEEC, Universidade Estadual de Goiás-UEG, BR 153 km 98, Arco Verde, Anápolis, GO, Brasil  
e-mail: [julianalimno@gmail.com](mailto:julianalimno@gmail.com)

<sup>2</sup> Laboratório de Teoria, Metapopulações e Paisagens –TheMetaLand, Universidade Federal de Goiás-UFG, Goiânia, GO, Brasil

<sup>3</sup> Departamento de Engenharia Civil, Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN, Natal, GO, Brasil

## RESUMO

As alterações na composição e configuração da paisagem afetam negativamente a hidrologia, as características químicas e a ecologia dos ecossistemas ripários. Indubitavelmente, tais alterações também afetarão diretamente as espécies, uma vez que condições abióticas básicas que estas espécies necessitam para sobreviver também serão alteradas. Por fim também são esperadas mudanças nas relações interespecíficas com consequentes alterações na estrutura das comunidades aquáticas. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi mensurar a influência dos atributos da paisagem (*e.g.* cobertura vegetal em diferentes escalas espaciais) sobre a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de Trichoptera em riachos de Cerrado. Para tanto, foram amostrados 48 riachos de nascente em duas bacias hidrográficas em Goiás, com diferentes intensidade de uso do solo. Os insetos foram amostrados em cinco subamostras dentro de um trecho de 100m. Para obtenção dos dados de cobertura vegetal, utilizou-se o NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) em dez *buffers* de 30 a 1000 metros de distância do ponto amostral. Adicionalmente, utilizou-se o índice de integridade física (HII) modificado para obter somente os dados de qualidade e largura da mata observados localmente. A riqueza taxonômica e abundância de Trichoptera apresentou uma relação positiva com a cobertura vegetal no *buffer* de 150m estimada pelo NDVI. Para os grupos tróficos cobertura vegetal foi relacionada à abundância e riqueza de fragmentadores, coletores e predadores nas escalas de 90 a 200m. No entanto, somente os fragmentadores e predadores foram afetados pela cobertura vegetal em uma escala local. As características da paisagem dentro da bacia de drenagem, como qualidade da mata em torno do riacho e da cobertura vegetal em escalas de até 200m do riacho, são importantes preditores da estrutura e funcionamento das comunidades de Trichoptera. Estes resultados evidenciam que alterações ambientais na bacia de drenagem podem causar mudança na composição funcional das comunidades por causarem distúrbios diretos e indiretos sobre os habitats essenciais para a manutenção da diversidade local e de diferentes grupos funcionais destes organismos.

**Palavras chave:** Grupos tróficos funcionais, diversidade beta, riachos, cobertura vegetal

## **ABSTRACT**

### **Taxonomic and functional responses of Trichoptera communities to changes in landscape at multiple-scale**

Changes in landscape composition and configuration negatively affect hydrology, chemical characteristics and ecological patterns of riparian ecosystems. Undoubtedly, such changes will also directly affect species, since basic abiotic conditions they need to survive will also change. Lastly, changes in species interspecific relationships and aquatic communities' structure are also expected. Therefore, in this study we wanted to measure the influence of landscape attributes (*e.g.* vegetation cover in different spatial scales) on taxonomic and functional structure of caddisfly (Trichoptera) communities from headwater streams from the Cerrado savanna, Brazil. We sampled 48 headwater streams from two different hydrologic basins in the state of Goiás, with different land use patterns. Considering a transect of 100m, the caddisfly imatures were sampled in five segments of 20 m each. In each sampled point, we estimated vegetation cover calculating the NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) in 10 different distance buffers (30 to 1000m) from the sample point. Additionally, we also used a modified Habitat Integrity Index (HII) to obtain data on both local riparian forest width and quality. Trichoptera taxonomic richness and abundance showed a positive relationship with vegetation cover, considering the 150m buffer calculated with NDVI. However, considering each separated Trichoptera trophic groups, vegetation cover was related to abundance and richness of shredders, collectors, and predators in both 90m and 200m scales. On the other hand, only the shredders and the predators were affected by vegetation cover in local scales. Landscape characteristics within the catchment, as well as riparian forest quality near the streams and vegetation cover up to 200m from the streamlet are important predictors of Trichoptera community structure and functioning. These results show that environmental changes within the catchment may cause changes in community structure and functioning given direct and indirect effects on the habitat which maintain local diversity and different function groups within the Trichoptera.

**Keywords:** Functional trophic groups, beta diversity, streams, land cover

## INTRODUÇÃO

Os sistemas ripários têm sido amplamente estudados na perspectiva da ecologia da paisagem, como um ecossistema influenciado pelo ambiente terrestre em múltiplas escalas (Griffith et al., 2002; Allan, 2004). As alterações na composição e configuração da paisagem afetam negativamente a hidrologia, as características químicas e a ecologia dos ecossistemas ripários. Estas variações causam aumento das fontes não pontuais de nutrientes oriundos de fertilizantes, assoreamento e conseqüente diminuição da diversidade habitat, além de alterar a temperatura da água e a entrada de matéria orgânica de boa qualidade em função da retirada da mata ripária (Griffith et al., 2002; Snyder et al., 2005; Feld & Hering, 2007; Pond, 2012). No entanto, sabe-se que a extensão e qualidade da vegetação dentro da bacia de drenagem estão intimamente relacionadas com a disponibilidade de recursos, estrutura do canal e da qualidade das condições de habitat dentro do riacho, assim como da qualidade da água (Allan & Castillo, 1995). Isso sugere uma ligação importante entre variáveis que definem a paisagem e as variáveis ambientais que descrevem os riachos (Griffith et al., 2002; Zhou et al., 2012). Todos estes fatores são responsáveis pela manutenção da diversidade aquática e quando ocorre uma alteração em função da diminuição ou retirada total da vegetação ribeirinha há uma redução da biodiversidade que pode comprometer o funcionamento do ecossistema, pela perda de importantes grupos funcionais (Death & Collier, 2010; Casatti et al., 2012).

As comunidades de insetos aquáticos, são principalmente estruturadas em função dos requerimentos ambientais das espécies, como previsto pelo modelo *species sorting*, descrito por (Leibold et al., 2004) e verificado para estas comunidades em regiões neotropicais (Siqueira et al., 2011; Landeiro et al., 2012). No entanto, a

compreensão de uma comunidade a partir apenas de descritores sintéticos clássicos como a riqueza taxonômica e a distribuição de abundâncias, têm se mostrado incompleta quando se busca entender como essas comunidades são alteradas frente a mudanças ambientais. De fato, a abordagem funcional tem sido muito utilizada em estudos de ecologia de comunidades com o objetivo de melhor compreender as interações entre as espécies, assim como o papel ecológico das mesmas, o que auxilia no entendimento sobre o funcionamento do ecossistema e os fatores que o interferem (Petchey & Gaston, 2006; Erős et al., 2009; Mims et al., 2010; Colzani et al., 2013). Os traços funcionais dos organismos aquáticos relacionados à fisiologia, comportamento e morfologia são selecionados por filtros ambientais em múltiplas escalas espaciais que proporcionam a sobrevivência dos organismos no ambiente (Poff & Ward, 1990; Poff, 1997). Por este motivo, alguns atributos funcionais das espécies podem ser utilizados como indicadores da integridade dos ambientes (Townsend et al., 1997; Pease et al., 2012) e como representação da resiliência das populações às alterações na bacia de drenagem, como diminuição da cobertura vegetal e o intensivo uso da terra, que causam severas mudanças no ambiente aquático (Dolédec et al., 2011). Em ecossistemas ripários, a distribuição dos atributos funcionais dos organismos, ao longo de um curso d'água, é influenciada pela ordem do rio e cobertura vegetal (Cummins & Klug, 1979; Vannote et al., 1980).

A diversidade taxonômica e a composição funcional dos insetos aquáticos da ordem Trichoptera são muito altas em rios e córregos neotropicais, as larvas dispõem de uma ampla diversidade de adaptações tróficas relacionadas com a obtenção de alimentos que permite a colonização em diversos ambientes (Flint, 1983; Tomanova et al., 2006, 2008; Roque, 2012). Esta ordem possui muitos táxons sensíveis a alterações ambientais como modificação da bacia hidrográfica e diminuição da qualidade da água, alguns são

indicadores de tipos de habitats e impactos ambientais (Merritt & Cummins, 1996). Em riachos de cabeceira, estes insetos apresentam uma relação muito forte com o material alóctone proveniente da mata ciliar e da bacia de drenagem, que servem com recurso alimentar, microhabitat e refúgio contra predadores (Cummins et al., 1989; Meyer et al., 2007; Clarke et al., 2008, 2010a). Assim, as mudanças na paisagem causadas pela retirada da vegetação ripária e da cobertura vegetal na bacia de drenagem podem levar a uma substituição de espécies e de grupos funcionais de Trichoptera sensíveis a esta variação por organismos mais resistentes (Törnblom et al., 2011) ou mesmo causar a perda da diversidade local, como observado por Houghton & Holzenthall (2010) em áreas que foram altamente modificadas pela agricultura.

A cobertura vegetal na paisagem é um importante indicador da integridade de riachos por diminuir a entrada de luz solar, o que reduz a eutrofização do sistema, e por interceptar o escoamento de sedimentos inorgânicos oriundos de pastagem e agricultura na bacia de drenagem. Além disso, aumenta as trocas de matéria orgânica entre os ambientes aquáticos e terrestres que auxiliam na manutenção de habitats e recursos alimentares de diversos organismos aquáticos (Brooks et al., 2004). Estas condições refletem na estrutura das comunidades aquáticas que colonizam os ambientes, principalmente nos grupos com relação trófica direta com material alóctone e autóctone representados por consumidores primários (Smith & Lamp, 2008; Casatti et al., 2012). Nos estudos realizados por Marques et al. (1999), foi verificado que a vegetação ripária é um ponto chave para os grupos de Trichoptera fragmentadores e coletores, que se alimentam dos restos vegetais depositados no fundo dos rios e riachos provenientes desse tipo de vegetação (Cummins, 1973; Cummins et al., 1989).

As mudanças ambientais no ambiente terrestre em diferentes distâncias dos sistemas aquáticos podem interferir distintamente as interações bióticas das espécies e

influenciar as exigências ambientais das mesmas. Desta forma, para compreender a variação de grupos funcionais e também da composição de espécies é apropriado identificar as escalas espaciais dos preditores ambientais, visto que muitos mecanismos determinantes da estrutura de comunidades são dependentes da escala (Wu, 1999, 2004; Chust et al., 2004; Clarke et al., 2010b). Assim, estudos em múltiplas escalas podem contribuir, por exemplo, para entender os efeitos da retirada de mata ciliar e da integridade da paisagem sobre a estrutura e funcionamento das comunidades aquáticas em riachos e para definir a largura limite da mata que mais influencia a diversidade (Pease et al., 2012). Além disso, a compreensão dos padrões e processos que determinam a estrutura e funcionamento das comunidades pode ser útil em estudos para conservação da biodiversidade destes ambientes (Li et al., 2012).

Desta forma, o objetivo deste trabalho é investigar a influência da cobertura vegetal em diferentes escalas espaciais sobre a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de Trichoptera em riachos de Cerrado. Para isso, serão testadas as seguintes hipóteses: i) As alterações em diferentes escalas espaciais no padrão da paisagem do entorno do ambiente aquático tem influência sobre a estrutura, composição e funcionamento da comunidade de Trichoptera; ii) A redução da cobertura vegetal na região adjacente ao ambiente aquático pode eliminar espécies dependentes dos recursos alimentares de origem alóctone e assim causar diminuição da riqueza taxonômica e da abundância de Trichoptera; iii) As perdas de espécies com estreita relação com a mata pode causar diminuição da diversidade beta por homogeneizar as comunidade Trichoptera entre os riachos; iv) A comunidade de Trichoptera responde de forma distinta de acordo com o grupo trófico funcional: fragmentadores são positivamente relacionados com a integridade da cobertura vegetal, principalmente em pequenas escalas da paisagem devido a estreita relação destes com a matéria orgânica oriunda da

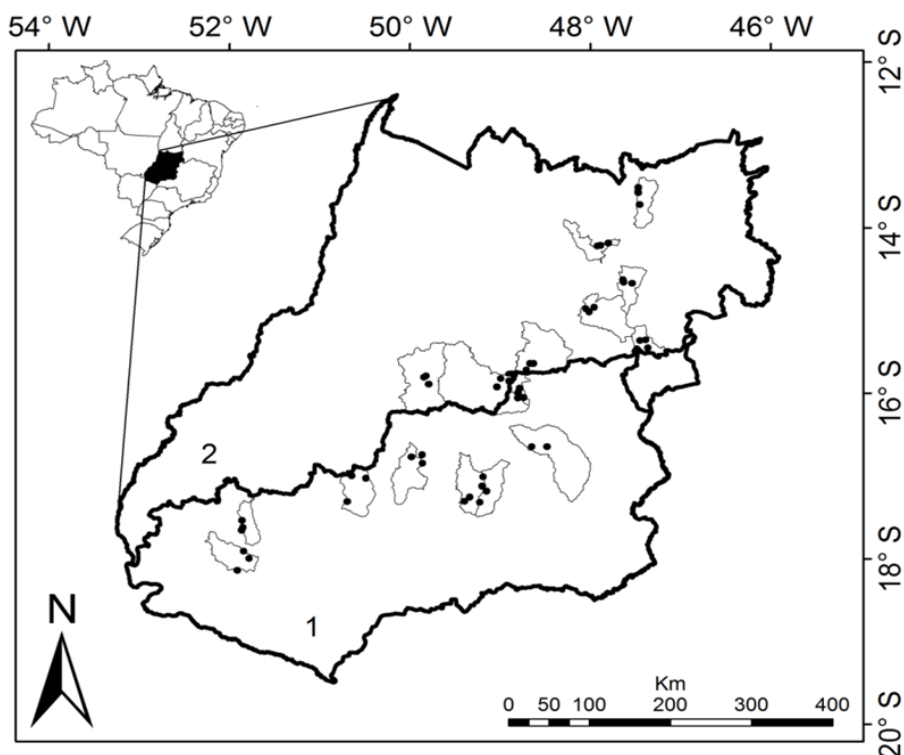
mata. Por outro lado, organismos filtradores e raspadores, aqui considerados algívoros, dependem da entrada de luz no ambiente aquático e desta forma, são negativamente relacionados com a cobertura vegetal nas escalas menores (de até 200m). Os coletores e predadores, no entanto, não são diretamente dependentes da matéria orgânica alóctone e, por isso, apresentam pouca influência da alteração da cobertura vegetal na bacia hidrográfica.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Área de estudo***

O bioma Cerrado é reconhecido como uma das savanas mais ricas do mundo em biodiversidade (Furley & Ratter 1988) e é considerado “hotspot” de diversidade (Myers *et al.*, 2000), ocupando uma extensão de mais de 2,5 milhões de km<sup>2</sup> na região Central do Brasil (Klink & Machado, 2005). Essa região é considerada como um divisor de água das bacias do rio São Francisco, Araguaia-Tocantins e Paraná e sua posição geográfica faz com que a região estabeleça contato também com as nascentes da Bacia Amazônica e Platina, formando então, corredores ecológicos importantes entre a Mata Atlântica e a Amazônia.

A área amostral deste estudo corresponde à Bacia Hidrográfica do Rio Paraná e Rio Tocantins, onde foram amostradas oito sub-bacias bem distribuídas na região sul e nordeste do estado de Goiás: Bacia do Rio dos Bois, Rio Claro, Rio Corumbá e Rio Meia Ponte; Bacia do Rio Maranhãozinho, Bacia do Rio Paranã, Bacia do Rio das Almas e Bacia do Rio Tocantinzinho. Em cada uma, foram determinadas duas micro-bacias em que foram amostrados três riachos com substrato predominante de pedras ou seixos e folhiço, totalizando 48 riachos de nascente (Figura 1).



**Figura1:** Localização dos 48 riachos em 16 microbacias das Bacias Hidrográficas do Rio Paraná (1) e Rio Tocantins (2), Estado de Goiás. A bacia do Rio São Francisco (3) não foi amostrada.

Os córregos amostrados foram de 1<sup>a</sup> a 3<sup>a</sup> ordem, com baixas profundidades, substratos predominantemente de pedras e folhiço. As amostragens foram realizadas no período de seca que é o mais indicado para realização de estudos ecológicos e de avaliação de impactos com insetos aquáticos, por apresentar maior representatividade da comunidade e com maior heterogeneidade ambiental, o que evidencia diferenças entre as faunas de localidades distintas possibilitando a comparação dos locais mais e menos modificados (Diniz-Filho et al., 1998).

### ***Dados bióticos***

Em cada riacho foi determinado um transecto de 100m com substrato predominante de folhiço e pedras, onde foram selecionados cinco trechos equidistantes em que o substrato de folhas foi revolvido duas vezes, utilizando amostrador tipo surber, a fim de totalizar 1m<sup>2</sup> de área coletada por trecho. O material coletado foi previamente separado em campo e fixado em formol a 5%. No laboratório, o material foi transferido para álcool 80% e com o uso de microscópio estereoscópico as identificações taxonômicas foram realizadas em nível de gênero, utilizando as chaves taxonômicas especializadas(Wiggins GB, 1977; Merritt & Cummins, 1996; Domínguez & Fernández, 2001; Pes et al., 2005).

### ***Dados ambientais da paisagem***

Para avaliar as diferentes escalas de resposta, as informações relativas à variação espacial da paisagem foram utilizadas imagens geradas no período do estudo (julho de 2010) a partir do satélite Landsat TM, com resolução de 30 x 30 m e tem sete bandas espectrais. A composição das imagens foi realizada com três bandas (TM5, TM4, TM3), que foram georreferenciadas e registradas. A partir do processamento da imagem foi extraído o NDVI – *Normalised Difference vegetation Index*(Roy, 1997; Griffith et al., 2002)calculado, que é um índice da presença e da atividade fotossintética da vegetação verde e que está relacionado com a biomassa e a porcentagem da cobertura do solo, calculado pela seguinte equação:

$$NDVI = \frac{NIR - R}{NIR + R}$$

Em que: NIR é a energia refletida na região do infravermelho próximo (banda 4) e R é a energia refletida na região do vermelho (banda 3). Os valores de NDVI variam de -1 a 1, diretamente relacionados à cobertura vegetal. Foram construídos múltiplos buffers circulares em torno do riacho estudado, com diferentes raios (30, 60, 90, 120, 150, 200, 300, 400, 500 e 1000 metros). Todas essas análises das imagens foram realizadas utilizando o programa ArcGis, ESRI.

As escalas menores utilizadas nas análises de NDVI são limitadas em função da resolução das imagens de satélite utilizadas (30 x 30m), o que deixa as métricas de paisagem das escalas de 30 e 60m pouco precisas. Desta forma, foi utilizado um índice de qualidade da mata, obtido por observação local de aspectos relacionados com sua integridade: largura e continuidade da vegetação, estado de conservação e, por último estágio sucessional. Estas características foram sumarizadas em um índice estimado utilizando o protocolo de avaliação da integridade física de habitat, modificado para captar somente os itens relacionados à mata (Nessimian et al., 2008). Cada aspecto possui de 4 a 6 alternativas ordenadas em relação à integridade e para garantir que cada item tenha o mesmo peso na análise, os valores observados foram padronizados em relação ao valor máximo de um deles. O índice final, aqui considerado como qualidade de mata, é o valor médio total das três características amostradas, e que varia entre 0 e 1 e é diretamente relacionado com a integridade e qualidade da mata ciliar em uma escala local de até 100m em torno do ponto amostral.

### ***Análise dos dados***

Para estimar a diversidade beta e assim resumir a variação da composição taxonômica entre os córregos, foi utilizada uma medida de dissimilaridade estimada pelo índice quantitativo de Sorensen de (Chao et al., 2005). A média da dissimilaridade

de cada riacho em relação a todos foi utilizada como uma medida de diversidade beta, assim altos valores da diversidade beta indicam que o riacho possui uma composição taxonômica bem peculiar. Os dados de abundância foram logaritimizados e a riqueza taxonômica dos insetos aquáticos foi estimada pelo procedimento Jackknife, no programa EstimateS versão 7.5 (Colwell, 2005), com 1.000 aleatorizações.

A riqueza taxonômica também foi estimada para cada grupo funcional, conforme classificação de Cummins & Klug (1979) e confirmado com trabalhos de insetos neotropicais (Buss et al., 2004; Tomanova et al., 2006), em fragmentador, coletor, predador e algívoros (que agrupam filtrador e raspador).

A relação entre a cobertura vegetal da paisagem nas diferentes escalas com riqueza e abundância de grupos funcionais da comunidade de Trichoptera foram avaliadas e testadas utilizando regressões lineares simples.

## **RESULTADOS**

### ***Riqueza e abundância de Trichoptera e a o padrão da paisagem em diferentes escalas***

A comunidade de Trichoptera, amostrada nos 48 riachos de nascente, apresentou baixa diversidade beta (valores entre 0,15 e 0,61), a riqueza estimada foi em média 7,9 táxons por riacho, apesar da elevada abundância total (6.593 indivíduos de 27 gêneros). Os gêneros mais abundantes foram *Smicridea* (Hidropsychidae) com 3.892 espécimes ocorrentes em todos os riachos amostrados (média  $81,08 \pm 93,71$ ), seguido por *Chimarra* (Philopotamidae) com 921 indivíduos em 25 riachos ( $19,19 \pm 42,64$ ).

A abundância e a riqueza taxonômica geral apresentaram relação positiva com cobertura vegetal no entorno do riacho na escala de 150m (Fig.2). Nota-se que nesta

escala a abundância e riqueza taxonômica aumentam com a maior cobertura vegetal na área adjacente ao riacho. A diversidade beta, no entanto não foi relacionada com a paisagem em nenhuma escala (Fig.2).

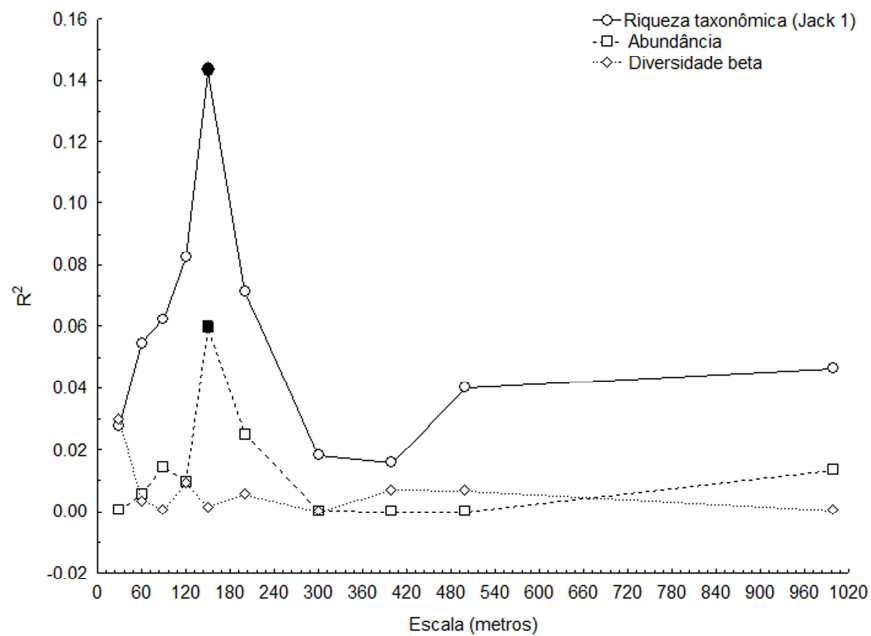


Figura 2: Coeficiente de determinação ( $R^2$ ) para as regressões entre as métricas da estrutura da comunidade (Abundância, Riqueza taxonômica e diversidade beta) e a cobertura vegetal (média) derivados do NDVI. Os valores significativos são indicados com símbolos sólidos e os não significativos por símbolos não preenchidos.

A abundância, diversidade beta e riqueza taxonômica de Trichoptera em riachos de cabeceiranão foram relacionadas positivamente com a qualidade da mata (cobertura e integridade vegetal) avaliada na escala de trecho do riacho, pelo Índice de Integridade de Habitat - HII modificado (Tabela 1).

Tabela 1: Resultado dos modelos de regressão linear simples entre as variáveis taxonômicas de Trichoptera e os valores do índice de qualidade da mata avaliada na escala de trecho com o efeito da abundância padronizado, em riachos de Cerrado.

Variáveis	Beta	Desvio	Valor de t	p	R <sup>2</sup>
Abundância	0,041	0,299	0,138	0,890	0,004
Diversidade beta	0,075	0,078	0,97	0,338	0,020
Riqueza taxonômica	2,690	2,891	0,922	0,362	0,011

### *Grupos tróficos funcionais de Trichoptera e padrão da paisagem em diferentes escalas*

O grupo trófico funcional mais abundante foi o dos coletores (82%), seguido pelos raspadores e filtradores (8%), fragmentadores (7%) e por último os predadores (4%). Observou-se que riqueza de coletores tem relação positiva, porém fraca, com cobertura vegetal. (Fig. 3A,B).

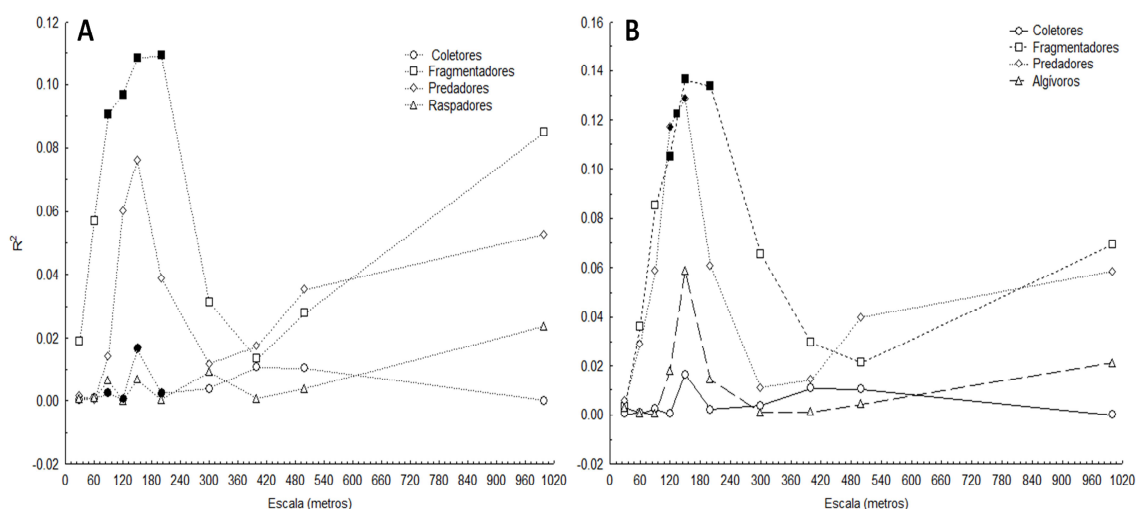
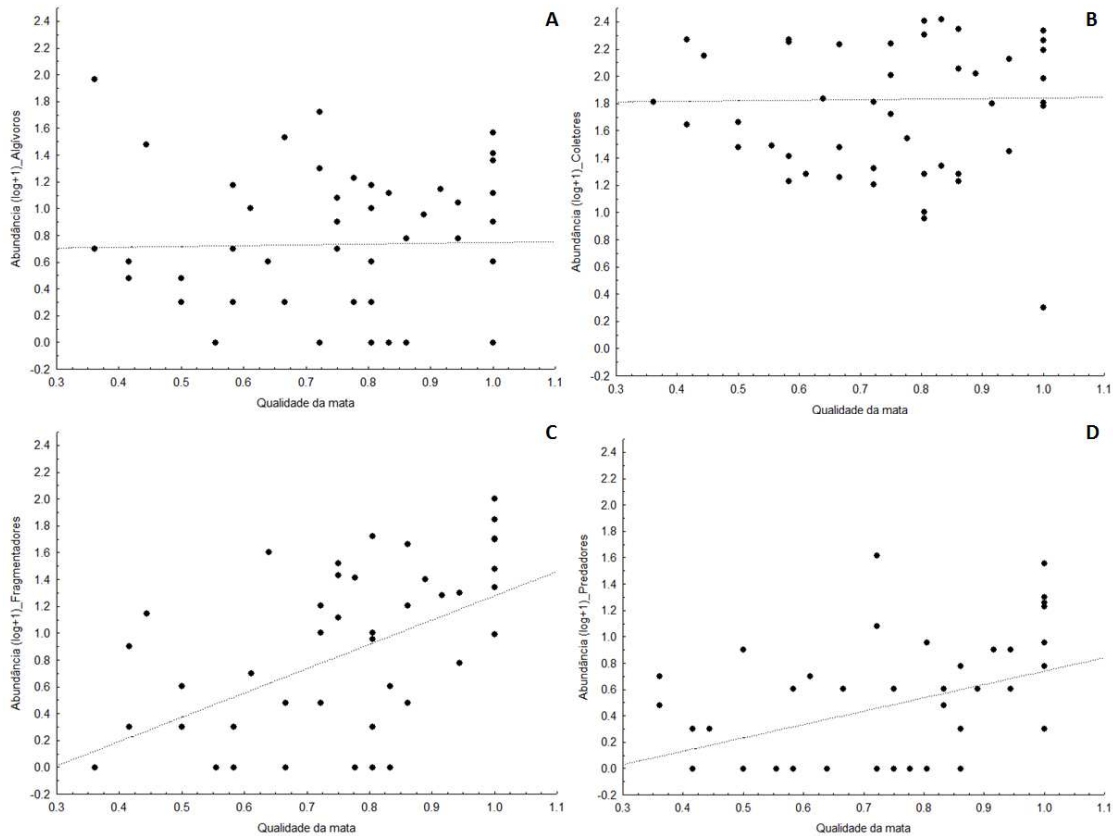


Figura 3: Coeficientes de determinação ( $R^2$ ) das regressões entre a estrutura funcional da comunidade Riqueza (A) e Abundância (B) dos grupos tróficos (Coletores, Fragmentadores, Algívoros e Predadores) e a cobertura vegetal derivada do NDVI. Os valores significativos são indicados com símbolos sólidos e os não significativos por símbolos não preenchidos.

O mesmo padrão foi verificado para os fragmentadores, que possuem uma estreita relação com a mata ripária, por se alimentarem da matéria orgânica oriunda dela. Neste caso, tanto a riqueza taxonômica (Fig. 3A) quanto à abundância (Fig. 3B) aumentam em áreas que possuem maior cobertura vegetal nas escalas de 90 a 200m em torno do riacho. A maior porcentagem de explicação foi na escala de 90m ( $R^2=14\%$ ).

Os organismos filtradores e raspadores, aqui considerados como algívoros, não foram relacionados com as alterações na paisagem. Esperava-se que a relação fosse negativa principalmente nas escalas menores, em função da necessidade destes organismos com a radiação solar para o aumento da disponibilidade de recurso (autóctone). Por outro lado, os predadores, apesar da expectativa contrária, foram relacionados com a cobertura vegetal na área no entorno do ambiente aquático. A abundância destes organismos foi positivamente relacionada com a paisagem na escala de 120 e 150m. A riqueza, no entanto, não apresentou o mesmo padrão.

A variável de trecho que representa a integridade e qualidade da mata ciliar num raio de aproximadamente 100m foi relacionada positivamente com os grupos defragmentadores ( $R^2= 0,17$ ;  $p=0,003$ ; Fig. 4C) e predadores ( $R^2=0,135$ ;  $p=0,01$ ; Fig. 4D), enquanto Algívoros e Coletores não apresentaram relação com tal variável de integridade da vegetação no trecho do riacho (Figs. 4A e 4B).



**Figura 5:** Relação entre abundância dos grupos funcionais algívoros (A)coletores (B), fragmentadores (C) e predadores (D) em cada ponto de amostragem, com a variável qualidade da mata avaliada no trecho (índice de integridade modificado Nessimian *et al.*, 2008). Apenas as relações para fragmentadores e predadores foram significativas ( $p < 0,05$ ).

## DISCUSSÃO

A riqueza taxonômica total e de alguns grupos funcionais de Trichoptera, assim como a abundância destes foram positivamente influenciados pela estrutura da paisagem circundante em até 200 metros do riacho. A cobertura vegetal no raio de 150m, quantificada aqui pelo índice de cobertura vegetal (NDVI), foi relacionada positivamente com riqueza taxonômica e abundância geral dos Trichoptera. Estamétrica

reflete muito da integridade da paisagem da bacia de drenagem e, desta forma, quanto maior a cobertura vegetal nesta escala, menor o transporte de material inorgânico oriundo de pastagens e agricultura, o que irá refletir nas características ambientais locais (Snyder et al., 2005; Feld & Hering, 2007). A mata nesta escala, também contribui para a dispersão longitudinal e lateral dos insetos adultos realizada no período da reprodução, além de facilitar a sobrevivência durante esta fase de vida, por proporcionar habitat e refúgio contra predadores (Sode & Wiberg-Larsen, 1993; Collier & Smith, 1998).

Estes elementos da paisagem como vegetação ripária e cobertura vegetal para além da zona ribeirinha, também influenciam a estrutura trófica dos sistemas ripários, visto que estas variáveis em diferentes escalas atuam na seleção de grupos de espécies de acordo com suas estratégias de história de vida (Poff, 1997). As variáveis ambientais atuam como filtros de paisagem que selecionam as espécies de um *pool* regional que colonizam um dado local, de modo que esta seleção ocorra em função de características intrínsecas ao nicho das espécies relacionadas (Poff, 1997; Chust et al., 2004; Lepš et al., 2011). Desta forma, a distribuição das espécies e, principalmente, dos seus atributos funcionais resulta da interação entre vários filtros ambientais em múltiplas escalas espaciais (Poff, 1997; Mas et al., 2009; Li et al., 2012; Colzani et al., 2013), o que já foi verificado por estudos com diversos organismos como coleopteros, dípteros e homópteros (Chust et al., 2004), plantas (Pavoine et al., 2011), peixes (Casatti et al., 2012; Pease et al., 2012) e invertebrados aquáticos (Dolédec et al., 2011; Colzani et al., 2013).

Neste estudo, foi observado que os efeitos do padrão da paisagem são diferentes para riqueza e abundância de cada grupo trófico de Trichoptera. Os fragmentadores apresentaram uma resposta mais acentuada à cobertura vegetal, além dele outros grupos apresentaram influência da paisagem, como coletores (riqueza) e predadores

(abundância), no entanto com menor intensidade. O grupo de organismos filtradores e raspadores, considerado aqui como algívoros, não sofreram influência da paisagem em nenhuma escala, como verificado por (Dolédec et al., 2011) em relação ao uso do solo. Os fragmentadores possuem relação direta com a cobertura vegetal próxima do riacho porque dependem da matéria orgânica oriunda da mata como recurso alimentar e refúgio contra predadores (Cummins et al., 1989), já os coletores são afetados indiretamente, porque utilizam a matéria orgânica particulada pelas fragmentadores e partículas carregadas dos ambientes terrestres (Cummins, 1973, 2002).

A cobertura vegetal da bacia hidrográfica no raio de até 200m do riacho e a qualidade da mata na escala de trecho apresentaram efeitos positivos sobre a abundância e riqueza taxonômica dos fragmentadores. Estes organismos particionam a matéria orgânica grossa alóctone, disponibilizando matéria orgânica fina que será consumida pelos coletores (Cummins, 1973). A abundância dos coletores, por sua vez, também apresentou efeito positivo da cobertura vegetal nas escalas de 90 a 200m, mas com menor explicação do modelo em relação aos fragmentadores. Diferente do esperado, o grupo de maior nível trófico como predador, teve relação com a integridade da paisagem nas escalas de 120-150m, além da qualidade da mata na escala do trecho do riacho. Provavelmente, estes resultados refletem as respostas às alterações na composição e abundância de outros grupos taxonômicos que são suas presas (como por exemplo, Diptera), mas vale ressaltar que estes grupos não foram avaliados neste trabalho. Segundo Steffan-Dewenter (2002), insetos terrestres respondem à fragmentação de habitat de acordo com o nível trófico e a perda de espécies tende a ser maior em grupos de níveis tróficos superiores (como predadores e parasitas), assim como para as espécies raras, de baixa habilidade de dispersão e com especificidade de habitats.

Em ambientes lóticos do sudeste do Brasil, Casatti et al. (2012) verificaram que a comunidade de peixes responde à degradação da mata ripária, com mudança na composição de espécies e de grupos tróficos. As comunidades de macroinvertebrados aquáticos também apresentam variação nos atributos funcionais, resumidos pela diversidade beta, causada mudança na paisagem no entorno do riacho (Colzani et al., 2013). Alguns grupos toleram tais impactos e se tornam dominantes em ambientes com baixa integridade ambiental, já nos riachos com mata preservada onde há maior disponibilidade de recursos alimentares e refúgios, é possível verificar a permanência de espécies sensíveis e de distintos grupos funcionais. Desta forma, a mudança na paisagem na bacia de drenagem pode causar a perda das espécies sensíveis e de táxons especializados funcionalmente, resultando na homogeneização biota (Casatti et al., 2012).

As respostas dos grupos funcionais às variações na cobertura vegetal foram consistentes com algumas previsões da Teoria do Contínuo Fluvial (Vannote et al., 1980), que prediz a relação entre a posição do riacho na bacia hidrográfica com a organização da comunidade biótica e a matéria orgânica e desta forma, os fragmentadores por se alimentarem da matéria orgânica grossa, são mais influenciados pela mata ripária (Cummins et al., 1989; Cummins, 2002). No entanto, o objetivo não era testar explicitamente as previsões da teoria, visto que o estudo foi realizado em riachos de baixa ordem e para tal deveria ter sido feito em diferentes ordens. Os resultados deste trabalho mostraram que a estrutura funcional está relacionada com as variáveis ambientais em diferentes escalas espaciais, como predito pela Teoria do Habitat Template (Townsend & Hildrew, 1994), que diz que alguns traços biológicos de morfologia, fisiologia, comportamental e alimentar são intimamente relacionados com as características ambientais, podendo ser utilizados como indicadores das mudanças no

ambiente. Desta forma, nosso estudo reforça a importância do uso de traços funcionais das comunidades, visto que os atributos biológicos dos organismos refletem diretamente as relações entre as características ambientais em diferentes escalas e a biota (Feld & Hering, 2007; Dolédec et al., 2011; Pease et al., 2012).

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

As características da paisagem dentro da bacia de drenagem, como qualidade da mata em torno do riacho e da cobertura vegetal em escalas de até 200m do riacho, são importantes preditores da estrutura e funcionamento das comunidades de Trichoptera. Alterações ambientais nestas escalas causam distúrbios diretos ou indiretos sobre os habitats essenciais para a manutenção da diversidade local e de diferentes grupos funcionais destes organismos (Törnblom et al., 2011). A perda de táxons, localmente, pode refletir na diminuição da diversidade em toda bacia hidrográfica, já que os riachos de cabeceira são responsáveis pela manutenção da diversidade em toda rede de riachos do sistema, assim como pelo processamento da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (Meyer et al., 2007; Clarke et al., 2008).

A cobertura e qualidade da vegetação em escala local (avaliada no trecho do riacho) não tiveram relação com as variáveis taxonômicas de riqueza, diversidade beta e abundância. Além disso, os atributos da paisagem nas escalas mais amplas também não foram relacionados com a mudança na composição taxonômica (diversidade beta) da comunidade, provavelmente porque os riachos de cabeceira apresentam muitos táxons restritos a estes ambientes, o que causa uma baixa diversidade beta entre estes riachos e um aumento da diversidade regional (Clarke, 2008). Desta forma, quando há alteração na integridade das nascentes, as espécies são perdidas sem substituição, podendo causar

a desestruturação do funcionamento do sistema (Meyer et al., 2007; Pond, 2012). Além disso, outros fatores podem contribuir diretamente para as mudanças na composição das espécies de insetos aquáticos, como as alterações nas características ambientais locais, variáveis físico-químicas da água, substrato e estrutura do riacho (Buss et al., 2004; Siqueira et al., 2011; Landeiro et al., 2012).

Estudos em múltiplas escalas espaciais, como esse, permitem compreender os processos que determinam a distribuição e abundância das espécies, assim como dos grupos funcionais (Pease et al., 2012). Nos ambientes aquáticos, muitos trabalhos relacionados às variáveis locais têm sido realizados, no entanto muitas destas variáveis ambientais locais são influenciadas por característica da paisagem como geologia, cobertura vegetal, uso do solo e geomorfologia (Poff, 1997). Assim, trabalhos que visam verificar a escala limite do efeito da cobertura vegetal e da integridade da paisagem sobre as comunidades aquáticas são escassos e estes permitem verificar o limiar a partir do qual a composição de espécies é afetada pelas características do ambiente em múltiplas escalas, podem ser muito úteis em estudos para conservação da biodiversidade e manejo (Li et al., 2012).

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

Allan, D. J., & M. M. Castillo, 1995. *Stream Ecology: Structure and function of Running Waters*. Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA, 436 pp.

Allan, J. D., 2004. Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257–284.

Brooks, A. P., P. Gehrke, J. Jansen, & A. T.B., 2004. Experimental reintroduction of woody debris on the Williams River, NSW: Geomorphic and ecological responses. *River Research & Applications* 20: 513–536.

Buss, D. F., D. F. Baptista, J. L. Nessimian, & M. Egler, 2004. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia* 518: 179–188.

- Casatti, L., F. B. Teresa, T. Gonçalves-Souza, E. Bessa, A. R. Manzotti, C. D. S. Gonçalves, & J. D. O. Zeni, 2012. From forests to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? *Neotropical Ichthyology* 10: 205–214.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell, & T. J. Shen, 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:
- Chust, G., J. L. Pretus, D. Ducrot, & D. Ventura, 2004. Scale dependency of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecology* 19: 41–57,
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. Bond, & P. S. Lake, 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology* 53: 1707–1721.
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. R. Bond, & P. S. Lake, 2010a. Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: the importance of knowing the relative contributions of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity. *Diversity and Distributions* 16: 725–736
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. R. Bond, & P. S. Lake, 2010b. Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: the importance of knowing the relative contributions of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity. *Diversity and Distributions* 16: 725–736.
- Clarke, K., 2008. Landscape scale measurement and monitoring of biodiversity in the Australian rangelands Doctorate of Philosophy. .
- Collier, K. J., & B. J. Smith, 1998. Dispersal of adult caddisflies ( Trichoptera ) into forests alongside three New Zealand streams. *Hydrobiologia* 361: 53–65.
- Colwell, R. ., 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. .
- Colzani, E., T. Siqueira, M. T. Suriano, & F. O. Roque, 2013. Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic. *Biotropica* 0: 1–8.
- Cummins, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 193–206.
- Cummins, K. W., 2002. Riparian-stream linkage paradigm. *Verh. International. Verein. Limnology* 28: 49–58.
- Cummins, K. W., & M. J. Klug, 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147–170.
- Cummins, K. W., M. A. Wilzbach, D. M. Gates, J. B. Perry, W. Bruce, & W. B. Taliaferro, 1989. Shredders and Riparian Vegetation stream invertebrates. 39: 24–30.
- Death, R. G., & K. J. Collier, 2010. Measuring stream macroinvertebrate responses to gradients of vegetation cover: when is enough enough? *Freshwater Biology* 55: 1447–1464.

- Diniz-Filho, J. A. F., L. G. Oliveira, & M. Silva, 1998. Explaining the beta diversity of aquatic insects in Cerrado streams from central Brazil using multiple Matel Test. *Revista Brasileira de Biologia* 58: 223–231.
- Dolédec, S., N. Phillips, & C. Townsend, 2011. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 56: 1670–1688.
- Domínguez, E., & H. R. Fernández, 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Editora Universidad Nacional de Tucumán, Tucuman, 251 pp.
- Erős, T., J. Heino, D. Schmera, & M. Rask, 2009. Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54: 1788–1803.
- Feld, C. K., & D. Hering, 2007. Community structure or function: effects of environmental stress on benthic macroinvertebrates at different spatial scales. *Freshwater Biology* 52: 1380–1399.
- Flint, O. S., 1983. *Studies of Neotropical Caddisflies* , XXXIII: New Species from Austral South America ( Trichoptera) . , 243 pp.
- Griffith, J. A., E. A. Martinko, J. L. Whistler, & K. P. Price, 2002. Interrelationships among Landscapes , NDVI , and Stream Water Quality in the U . S . Central Plains. *Ecological Applications* 12: 1702–1718.
- Houghton, D. C., & R. W. Holzenthal, 2010. Historical and contemporary biological diversity of Minnesota caddisflies: a case study of landscape-level species loss and trophic composition shift. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 480–495.
- Landeiro, V. L., L. M. Bini, A. S. Melo, A. M. O. Pes, & W. E. Magnusson, 2012. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology* 57: 1554–1564.
- Leibold, M. a., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & a. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lepš, J., F. de Bello, P. Šmilauer, & J. Doležal, 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34: 856–863.
- Li, F., N. Chung, M. Bae, Y. Kwon, & Y. Park, 2012. Relationships between stream macroinvertebrates and environmental variables at multiple spatial scales. 2107–2124.

- Marques, M. G. S. M., R. L. Ferreira, & F. A. R. Barbosa, 1999. A comunidade de macroinvertebrados aquáticos e características limnológicas das lagoas Carioca e da Barra, Parque Estadual do Rio Doce, MG. *Brazilian Journal of Biology* 59: 203–210.
- Mas, E., G. Chust, J. L. Pretus, & C. Ribera, 2009. Spatial modelling of spider biodiversity: matters of scale. *Biodiversity and Conservation* 18: 1945–1962.
- Merritt, R. W., & K. W. Cummins, 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kdall Hunt Publishing Company, Iowa, 441 pp.
- Meyer, J. L., D. L. Strayer, J. B. Wallace, S. L. Eggert, G. S. Helfman, & N. E. Leonard, 2007. The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 43: 86–103.
- Mims, M. C., J. D. Olden, Z. R. Shattuck, & N. L. Poff, 2010. Life history trait diversity of native freshwater fishes in North America. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 390–400.
- Nessimian, J., E. Venticinque, J. Zuanon, P. De Marco, M. Gordo, L. Fidelis, J. Batista, & L. Juen, 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* 614: 117–131.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O’Hara, & G. L. Simpson, 2012. *vegan: Community Ecology Package* (R package version 1.17-6).
- Pavoine, S., E. Vela, S. Gachet, G. de Bélair, & M. B. Bonsall, 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99: 165–175.
- Pease, A. a., A. a. González-Díaz, R. Rodiles-Hernández, & K. O. Winemiller, 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* 57: 1060–1075.
- Pes, A. M. O., N. Hamada, & J. L. Nessimian, 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 181: 181–204.
- Petchey, O. L., & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters* 9: 741–758.
- Poff, N. L., 1997. Stream Ecology Landscape filters and species traits : towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16:
- Poff, N. L., & J. V Ward, 1990. Physical Habitat Template of Lotic Systems : Recovery in the Context of Historical Pattern of Spatiotemporal Heterogeneity. 14: 629–645.
- Pond, G. J., 2012. Biodiversity loss in Appalachian headwater streams (Kentucky, USA): Plecoptera and Trichoptera communities. *Hydrobiologia* 679: 97–117.

Roque, O. F., 2012. Concordance between macroinvertebrate communities and the typological classification of white and clear-water streams in Western Brazilian Amazonia. *Biota Neotropica* 12: 83–92.

Roy, D. P., 1997. Investigation of the maximum Normalized Difference Vegetation Index ( NDVI ) and the maximum surface temperature ( T<sub>s</sub> ) AVHRR compositing procedures for the extraction of NDVI and T<sub>s</sub> over forest. *International Journal of Remote Sensing* 18: 2383–2401.

Siqueira, T., L. M. Bini, F. O. Roque, S. R. Marques Couceiro, S. Trivinho-Strixino, & K. Cottenie, 2011. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 34: 001–010.

Smith, R. F., & W. O. Lamp, 2008. Comparison of insect communities between adjacent headwater and main-stem streams in urban and rural watersheds. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 161–175.

Snyder, M. N., S. J. Goetz, & R. K. Wright, 2005. Stream health rankings predicted by satellite derived land cover metrics. *Journal of the American Water Resources Association* 659–677.

Sode, A., & P. Wiberg-Larsen, 1993. Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biology* 30: 439–446.

Steffan-Dewenter, I. Tscharnkte, T., 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands – a mini review. *Biological Conservation* 104: 275–284.

Tomanova, S., E. Goitia, & J. Helešic, 2006. Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams. *Hydrobiologia* 556: 251–264,.

Tomanova, S., N. Moya, & T. Oberdorff, 2008. Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River research and applications* 24: 1230–1239.

Törnblom, J., P. Angelstam, E. Degerman, L. Henrikson, T. Edman, & J. Temnerud, 2011. Catchment land cover as a proxy for macroinvertebrate assemblage structure in Carpathian Mountain streams. *Hydrobiologia* 673: 153–168.

Townsend, C. R., S. Dolédec, & M. R. Scarbrook, 1997. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams : a test of habitat templet. *Fre* 37: 367–387.

Townsend, C. R., & A. G. Hildrew, 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265–276.

Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, & C. E. Cushing, 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130–137.

Wiggins GB, 1977. Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera). Editora University of Toronto, Toronto, 157 pp.

Wu, J., 1999. Hierarqchy and scaling: Extrapolating information along a scaling ladder. Canadian Journal of Remote Sensing 25: 367–380.

Wu, J., 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis : scaling relations. Landscape Ecology 19: 125–138.

Zhou, T., J. Wu, & S. Peng, 2012. Assessing the effects of landscape pattern on river water quality at multiple scales : A case study of the Dongjiang River watershed , China. Ecological Indicators Elsevier Ltd 23: 166–175.

## **Capítulo 3**

### **Escala espacial da variação de insetos aquáticos e a resposta a fatores ambientais: uma abordagem hierárquica em bacias hidrográficas**

## **Escala espacial da variação de insetos aquáticos e a resposta a fatores ambientais: uma abordagem hierárquica em bacias hidrográficas**

Autores:

Juliana Simião Ferreira<sup>1,2</sup>

Denis Silva Nogueira<sup>2</sup>

Paulo De Marco Jr.<sup>2</sup>

Ronaldo Angelini<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Pesquisas Ecológicas e Educação Científica-LAPEEC, Universidade Estadual de Goiás-UEG, BR 153 km 98, Arco Verde, Anápolis, GO, Brasil  
e-mail: [julianalimno@gmail.com](mailto:julianalimno@gmail.com)

<sup>2</sup> Laboratório de Teoria, Metapopulações e Paisagens –TheMetaLand, Universidade Federal de Goiás-UFG, Goiânia, GO, Brasil

<sup>3</sup> Departamento de Engenharia Civil, Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN, Natal, GO, Brasil

## RESUMO

A determinação da importância de fatores ambientais que atuam em múltiplas escalas espaciais pode auxiliar a compreender os mecanismos que direcionam a diversidade beta dentro da rede hierárquica de bacias hidrográficas. Tendo em vista avanços recentes em ecologia aplicada, estudos com enfoque na definição de escalas para a priorização da conservação vêm se beneficiando de abordagens de partição aditiva hierárquica da diversidade e consolidando abordagens multivariadas, como partição da variância, nos cenários da ecologia de comunidades. Neste estudo analisamos o efeito da estrutura aninhada de pequenos riachos de cabeceira inseridos dentro de níveis hierarquicamente superiores (microbacias, sub-bacias e bacias) a diversidade alfa e beta de insetos aquáticos usando a larvas da ordem Trichoptera como modelo. Foram estudados riachos de duas grandes bacias que diferem na intensidade de uso solo, no estado de Goiás, Brasil. Nossos resultados indicam que a variação na diversidade alfa, beta e gama é dependente da escala espacial, e que a intensidade de degradação regional afeta distintamente estes padrões. As áreas de maior intensificação da agricultura apresentaram menor diversidade, principalmente considerando as escalas de microbacias e sub-bacias. A maior contribuição da diversidade beta de Trichoptera foi verificada nas escalas superiores, principalmente, sub-bacia, verificado pela partição aditiva e PERMANOVA. Nesta escala também observamos a influência das variáveis físico-químicas e do índice de integridade de habitat sobre a composição das comunidades. As comunidades de Trichoptera são principalmente estruturadas em função da variação ambiental, mas há uma distinção destes padrões nas duas regiões estudadas, provavelmente em função da diferença na intensificação do uso do solo. Como há maior heterogeneidade ambiental nas áreas mais preservadas, as comunidades destes locais exibiram respostas mais conspícuas à estas variações ambientais do que comunidades de áreas degradadas. Nossos resultados, também evidenciam que para a efetividade da conservação em riachos de cabeceira é necessário que vários riachos dentro de uma mesma bacia sejam incorporados à rede de unidades de conservação e que nas áreas mais degradadas é preciso aumentar a extensão geográfica para maximizar a diversidade aquática.

**Palavras chave:** Diversidade, uso do solo, conservação, partição aditiva, hierarquia de bacias hidrográficas.

## **ABSTRACT**

### **Aquatic insects spatial scale variation and their response to environmental factors: a hierarchical approach within catchments**

The determination of the environmental factors acting in multiple spatial scales may help us to comprehend the mechanisms which direct beta diversity with the hierarchical network of streamlet catchments. Considering recent advancements in applied ecology, studies focusing in the definition of spatial scales to prioritize conservation are continuously using the hierarchical additive diversity partition and consolidating multivariate approaches, such as variance partition, in community ecology scenarios. In this study, we analyzed the effects of the nested structure of small headwater streams within higher hierarchical levels (microbasin, sub-basin and catchment) on both alpha and beta diversity of aquatic insects, using immature Trichoptera insects as model organisms. We studied headwater streams from two big hydrologic basins with different land use patterns from the Goiás state, Brazil. We measured the relative importance of multiple environmental factors from distinctive hierarchical scales (landscape land use pattern, channel structure, water quality) on Trichoptera diversity. Our results indicate that the variation on alpha, beta and gamma diversity is scale-dependent and that the region degradation intensity distinctly affects those patterns. Areas with low intensity of agriculture showed less diversity, especially when considering microbasin and subbasin scales. According to both additive hierarchical partition and PERMANOVA approaches, the highest contribution to Trichoptera beta diversity was observed in higher scales, especially within sub-basin scale. In such scale, we also observed that physical-chemical variables and the habitat integrity index exert influence on the communities variation. The immature caddisfly communities are mainly structured by environmental variation, but there is a distinction from these patterns in both regions studied, probably given the differences in agriculture intensification and soil use on each basin. Once there is a higher environmental heterogeneity in pristine areas, the communities from those places showed more conspicuous responses to such environmental variation than the communities from degraded areas. Our results also show that conservation strategies for headwater streams should consider several streams within the same basin to be more effective, while streamlet conservation within degraded regions should consider bigger geographical extents to maximize aquatic diversity.

**Keyword:** Diversity, soil use, conservation, additive partition, catchment hierarchy.

## INTRODUÇÃO

Os processos ecológicos são geralmente determinados por fatores que atuam em diferentes escalas espaciais e decifrar a escala em que estes agem é de extrema relevância para a compreensão dos padrões de diversidade nas comunidades (Whittaker, Willis & Field 2001; Cushman & Mcgarigal 2002). Os fatores locais ou regionais podem governar os padrões de diversidade de espécies em múltiplas escalas espaciais, principalmente porque os processos ecológicos são estruturalmente hierarquizados (Turner *et al.* 1989; Chust *et al.* 2004; MacNeil *et al.* 2009). A teoria hierárquica prediz que fatores em escalas maiores predominam sobre fatores locais, que por sua vez afetam processos ecológicos nas comunidades (Turner *et al.* 1989; Wu 1999; Kotliar & Wiens 2013). As características da paisagem, por exemplo, teriam maior importância relativa na determinação da composição das comunidades porque afetam fatores ecológicos relevantes localmente (Martins da Silva *et al.* 2012). A teoria hierárquica assume a existência de uma ordem de importância de processos ecológicos atuando em múltiplas escalas espaciais e temporais (Whittaker *et al.* 2001; Cushman & Mcgarigal 2002; Wu 2004).

Em ecossistemas hidrográficos as variações na composição das comunidades são decorrentes principalmente da elevada heterogeneidade nas condições ambientais em múltiplas escalas (Poff 1997; Ligeiro, Melo & Callisto 2010a) e devido à limitação da dispersão (Petersen & Masters 2004). A maioria dos estudos em ecossistemas aquáticos foca na diversidade nas escalas de riachos e habitats dentro de riachos, como micro-habitat (substrato) e trechos de corredeiras e remansos (e.g., Ligeiro *et al.* 2010a; Heino *et al.* 2013), suprimindo a influência de escalas mais amplas sobre os padrões locais. No entanto, ecossistemas ribeirinhos são naturalmente hierarquizados, com riachos

pertencentes a microbacias, sub-bacias e bacias hidrográficas, compondo sistemas de redes dendríticas altamente conectadas (Brown *et al.* 2011). Alguns estudos quantificam o efeito das escalas de riachos e bacias e tem contribuído com *insights* para o entendimento da escalo-dependência da diversidade em riachos de cabeceira (Clarke *et al.* 2010). Porém estes padrões não são ainda conclusivos e carecem de uma exploração usando as múltiplas escalas hierárquicas, bem como de um foco direcionado a responder o efeito do uso do solo dentro das hidrografias. Levar em conta a rede hidrográfica pode auxiliar no entendimento dos padrões espaciais da variação das comunidades, e como elas refletem a heterogeneidade de diversos fatores ambientais em múltiplas escalas espaciais (Roque & Trivinho-Strixino 2001; Ligeiro *et al.* 2010a). Desta forma, este sistema hierárquico possibilita avaliar os componentes da diversidade entre as escalas e determinar os fatores em múltiplas escalas que contribuem para o aumento da diversidade em sistemas naturais.

Segundo Whittaker (1972) a diversidade de uma região pode ser decomposta na diversidade  $\alpha$  e  $\beta$ , que representam a diversidade local e a mudança na composição de espécies entre locais, respectivamente. Existem várias maneiras de se quantificar a diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  (Whittaker 1972; Wilson & Shmida 1984; Jurasinski *et al.* 2009; Anderson *et al.* 2011); por exemplo, a diversidade regional pode ser particionada nos componentes alfa e beta usando partição aditiva ( $\gamma=\alpha+\beta$ ) ou multiplicativa ( $\gamma=\alpha*\beta$ ) utilizando qualquer métrica de diversidade desde que seja medido da mesma forma na escala regional e local para quantificar a diversidade no lugar da entropia (e.g., Jost 2006; mas ver Jost 2007); e também pode ser examinada usando índices que comparam a diferença na composição de espécies entre pares de locais (e.g. Jaccard, Bray-Curtis; Wilson & Shmida 1984; Anderson *et al.* 2011b).

Os métodos de partição da diversidade de espécies em múltiplas escalas possibilitam identificar em qual escala da hierarquia espacial a diversidade é maximizada, o que tem obviamente uma grande utilidade para a conservação da biodiversidade (Jost *et al.* 2010) e na compreensão dos padrões da diversidade (Gering & Crist 2002; Gering, Crist & Veech 2003; Crist *et al.* 2003; Josefson 2009; Jost *et al.* 2010; Ligeiro *et al.* 2010a; Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2011). Outra ferramenta para quantificar os efeitos de desenhos amostrais aninhados é a Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) que pode ser aplicada a qualquer matriz de distância ecológica (Legendre & Anderson 1999; McArdle & Anderson 2001; Anderson 2006). O desenvolvimento destas técnicas ilustra o crescente interesse de ecólogos na identificação dos efeitos de múltiplas escalas sobre diversidade de comunidades naturais, (Gering *et al.* 2003; Jost *et al.* 2010; Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2011; Nakagawa *et al.* 2012).

Os ambientes lóticos estão entre os ecossistemas mais ameaçados, principalmente pelas variações climáticas, alterações da paisagem, degradação de habitat e qualidade de água (Heino 2012). As alterações nas paisagens ribeirinhas, como a retirada de florestas nativas e a intensificação da agricultura causam diversas modificações nas condições ambientais de riachos, principalmente em regiões de nascente que possuem elevada interação com áreas adjacentes. Desta forma, incorporar os efeitos do uso antrópico é importante porque mudanças nas características abióticas em escala local e regional são as principais causas da homogeneização de comunidades aquáticas destas regiões (Niyogi *et al.* 2007; Miserendino & Masi 2010). Os riachos de nascentes apresentam elevada biodiversidade, com alta complementaridade (composições únicas) e faunas com populações não encontradas em trechos mais volumosos (Finn & Poff 2011; Finn *et al.* 2011). Além disso, são responsáveis pelo processamento de matéria orgânica,

contribuindo para a manutenção de processos ecológicos de toda bacia hidrográfica (Merritt & Cummins 1996; Meyer *et al.* 2007; Minshall *et al.* 2013). Estes locais apresentam maior integridade e elevada heterogeneidade ambiental do que os rios de maior porte, e assim contribuem significativamente para a diversidade da bacia hidrográfica (Meyer *et al.* 2007; Clarke *et al.* 2008; Brown & Swan 2010). No entanto, estes ambientes são extremamente negligenciados quando se trata do desenho de reservas para a conservação da biodiversidade (Clarke *et al.* 2010).

Assim, a compreensão da variação das comunidades entre estas escalas espaciais mais amplas pode auxiliar no conhecimento dos padrões espaciais da diversidade em nascentes, e contribuir para elaboração de estratégias viáveis e eficientes para a conservação da biodiversidade de riachos (Tylianakis *et al.* 2006; Jost *et al.* 2010; Clarke *et al.* 2010; Lessard *et al.* 2012). A identificação da escala em que os fatores ambientais têm maior relevância ecológica para explicar processos nas comunidades é um passo nessa direção (Chust *et al.* 2004; Wu 2004; Mas *et al.* 2009), e tem sido um foco em ecologia de água doce nas últimas duas décadas (Cushman & Mcgarigal 2002; Belmaker *et al.* 2008; MacNeil *et al.* 2009; Ligeiro *et al.* 2010a; Limberger & Wickham 2012; Sasaki *et al.* 2012; Passy & Enquist 2012). Esta abordagem pode contribuir para entender a contribuição da diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  em cada escala, e desta forma possibilitar a definição da escala espacial em que a diversidade regional seria maximizada e mantida (Hepp & Melo 2013).

A comunidade de insetos aquáticos que corresponde a grande maioria dos invertebrados em riachos de cabeceira, tem demonstrado uma estreita relação com as características ambientais (Stendera & Johnson 2005; Heino *et al.* 2007). Dentre estes insetos, a ordem Trichoptera compreende táxons com alta seletividade de micro-habitat e com elevada sensibilidade a variações ambientais locais e regionais (Galbraith, Vaughn

& Meier 2007; Gombeer, Knapen & Bervoets 2011; Landeiro *et al.* 2012). Neste estudo analisamos o efeito da estrutura aninhada de pequenos riachos de cabeceira inseridos dentro de níveis hierarquicamente superiores (microbacias, sub-bacias e bacias), para avaliar a importância relativa da diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  de insetos aquáticos usando a larvas da ordem Trichoptera como grupo modelo. Foram estudados riachos de duas grandes bacias (Tocantins e Paraná) que diferem na intensidade de uso solo, características do relevo dentre outros aspectos (ver Carvalho, De Marco & Ferreira 2009), para as quais foram testadas a importância relativa das escalas de aninhamento na hierarquia espacial de hidrografias e dos múltiplos fatores ambientais predominantes em escalas distintas sobre a diversidade de Trichoptera.

Desta forma testamos o seguinte conjunto de hipóteses: i) riachos de bacias degradadas em decorrência do uso do solo e desmatamento são mais sujeitos à homogeneização de habitats e apresentam menor diversidade alfa, beta e gama; ii) haverá um gradual aumento na contribuição da diversidade beta em escalas maiores; iii) de acordo com a teoria hierárquica nós esperamos que fatores da paisagem sejam preponderantes sobre a organização das comunidades, porque afetam direta e indiretamente os processos ecológicos localmente; iv) nós acreditamos que em decorrência de diferenças nas características regionais de uso da paisagem, os padrões de diversidade nas múltiplas escalas serão diferentes entre as duas bacias. Em paisagens menos impactadas espera-se que fatores ambientais predominantes localmente influenciam a mudança na composição entre os riachos e regiões mais intensamente modificadas, espera-se que somente fatores ambientais e o limite de dispersão em larga escala influenciem os padrões de estruturação das comunidades, devido à alta homogeneização da composição de espécies regionalmente.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Área de estudo*

A área de estudo corresponde às Bacias Hidrográficas do Rio Paraná e do Rio Tocantins, onde amostramos ao todo 48 riachos. Para selecionar as áreas utilizamos imagens de satélite Landsat TM, com o objetivo de delimitar as abrangências das redes drenagens (e.g., micro-bacias, sub-bacias; ver detalhes abaixo) (Fig. 1A). Estas bacias estão localizadas no Bioma Cerrado, localizado na região central do Brasil, considerada um dos hotspots da biodiversidade com elevado conflito socioeconômico e conservacionista devido ao avanço das fronteiras agrícolas (Myers *et al.*, 2000). O clima da região é caracterizado por duas estações bem definidas: uma estação de seca entre os meses de maio e setembro e chuvosa entre os meses de outubro a março (Nimer 1979). Segundo a classificação de Köppen estes ambientes se enquadram como Cwa, definido como mesotérmico, com temperatura média de 22 °C e médias anuais de precipitação variando de 1200mm a 1600mm (Peel, Finlayson & McMahon 2007).

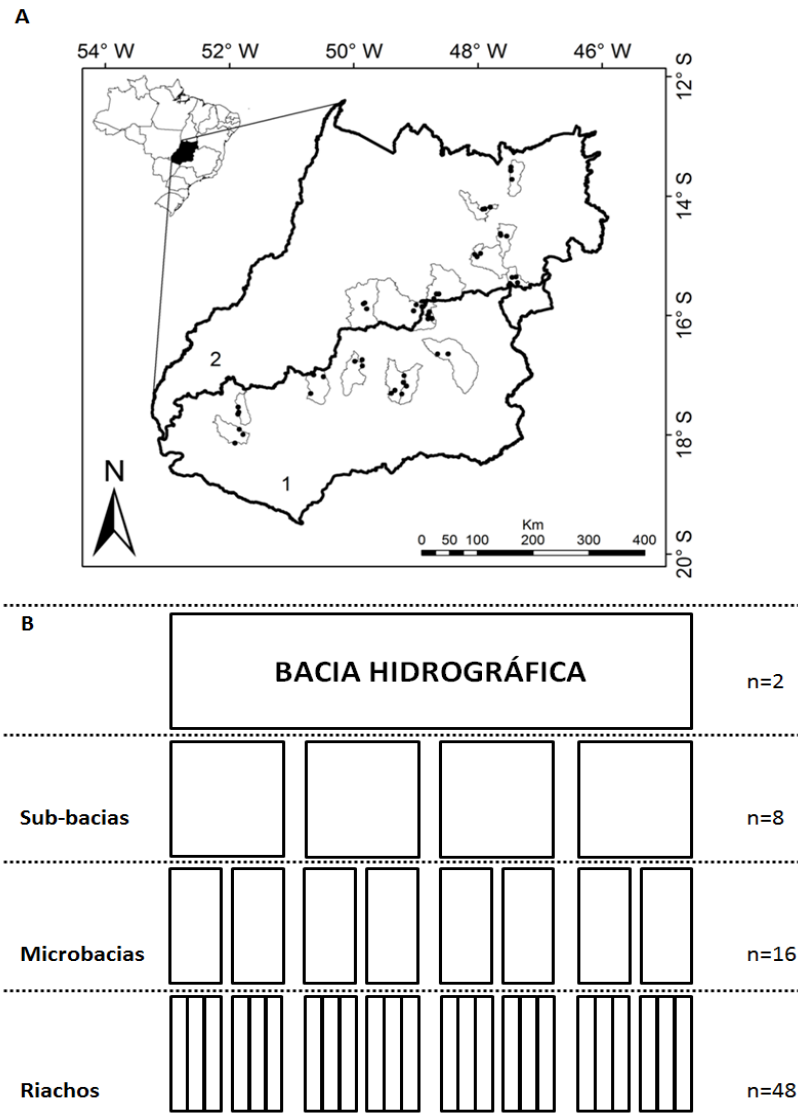
As bacias hidrográficas estudadas possuem diferentes históricos de uso e exploração do solo, principalmente devido a características de relevo e qualidade de solo. A Bacia do Tocantins apresenta áreas de maior altitude e declividade do relevo, o que dificulta o cultivo agrícola tecnificado, mantendo ainda maiores áreas dominadas por remanescentes naturais de Cerrado (Carvalho *et al.* 2009). A Bacia do Rio Paraná, no entanto, possui regiões com baixa declividade o que facilita plantações diversas como soja, cana e algodão.

### ***Delineamento amostral e coleta de dados bióticos***

Nós usamos um desenho hierarquicamente aninhado para a amostragem dos insetos em riachos das duas bacias hidrográficas, com quatro níveis: duas bacias, quatro sub-bacias dentro de cada bacia, duas micro-bacias dentro de cada sub-bacia, e por fim, três riachos dentro de cada micro-bacia, totalizando 48 riachos (Fig. 1B). Ainda, dentro de cada riacho foram amostrados cinco (réplicas) porções de substrato que foram usados apenas como pseudo-réplicas para determinar a diversidade no nível de riachos, e como sub-unidades na construção das curvas de acumulação de táxons para determinar a suficiência amostral dentro de cada nível (ver detalhes abaixo). Nas demais análises, os riachos foram usados como o menor nível hierárquico, então as pseudo-réplicas foram somadas. Esta amostragem segue um desenho similar empregado por Clarke et al. (2010). Este delineamento permite a compreensão de processos estruturadores da diversidade de riachos de cabeceira atuando em diferentes escalas espaciais dentro da rede dendrítica das hidrografias estudadas. Os riachos foram selecionados utilizando uma padronização de tamanho (largura máxima de 5m), características de leito (pedras ou cascalhos com substrato de folhas) e presença de mata ciliar numa faixa de no mínimo 5 metros. A amostragem foi realizada na estação seca de 2010, nos meses de julho e agosto, para que fosse obtida maior representatividade da comunidade de insetos aquáticos (Diniz-Filho, Oliveira & Silva 1998; Bispo *et al.* 2001).

Em cada riacho traçamos um transecto de 100m, dividido em cinco trechos de 20m. Em cada trecho realizamos as coletas dos insetos, em substratos de folhas, utilizando amostrador tipo surber (área de  $0.092\text{m}^2$  e malha de  $250\mu\text{m}$ ); em cada amostra duas porções de substrato foram coletadas a fim de totalizar aproximadamente  $1\text{m}^2$  de área amostrada por riacho ( $2 \times 0.092 \times 5 = 0.92\text{m}^2$ ). O material coletado foi previamente separado em campo e fixado em formol a 5%. No laboratório o material foi transferido para álcool

80% e as identificações taxonômicas foram realizadas ao nível de gênero, utilizando chaves taxonômicas (Wiggins GB 1977; Merritt & Cummins 1996; Domínguez & Fernández 2001; Pes, Hamada & Nessimian 2005), sob microscópio estereoscópico óptico.



**Figura1:** Localização da área de estudo e a distribuição das 16 microbacias no estado de Goiás (A). A linha escura cortando o estado representa os limites da bacia hidrográfica do Rio Paraná (1) e do Rio Tocantins (2). Representação esquemática do desenho aninhado para cada bacia hidrográfica deste estudo: Riachos < Microbacias < Sub-bacias < Bacias (B). Os valores à direita representam as réplicas de cada nível hierárquico.

### ***Variáveis abióticas***

Os fatores ambientais foram agrupados em três conjuntos para as análises posteriores: 1) qualidade da água e vazão, que compuseram os preditores locais da água (veja abaixo); 2) o índice de integridade de hábitat (HII), que representa o estado de conservação numa faixa de 50 m em torno do riacho (veja abaixo); 3) conjunto de variáveis da paisagem que foram representadas por uma classificação do uso principal do solo e da cobertura vegetal em uma área com raio determinado (buffer) ao redor de cada riacho. Foram calculados para a área do buffer o índice de cobertura vegetal-NDVI e a intensidade de uso do solo, calculados em múltiplas escalas.

As variáveis de qualidade da água mensuradas foram: pH, turbidez, condutividade elétrica, temperatura da água e oxigênio dissolvido, além da vazão (medida pelas variáveis de estrutura do canal: largura, profundidade e velocidade da água). O Índice de integridade de habitat (HII) é um índice que quantifica fatores relacionados ao status de conservação da vegetação, a heterogeneidade de habitats, e aspectos relacionados a impactos, como por exemplo, a estrutura do barranco e canal, quanto a dispositivos de retenção, detritos e sedimento. Estas variáveis foram obtidas utilizando um protocolo elaborado para determinar o índice de integridade física (Nessimian *et al.* 2008). Neste protocolo, cada item é composto de 4 a 6 alternativas ordenadas em relação aos aspectos da integridade ambiental. Para garantir que cada item tenha o mesmo peso na análise, os valores observados são padronizados em relação ao valor máximo para cada um. O índice final é o valor médio total das características amostradas, transformadas para produzir um índice que varia entre 0 e 1, diretamente relacionado com a integridade de habitats (Nessimian *et al.* 2008).

Os dados de paisagem foram obtidos de imagens do satélite Landsat TM, correspondentes ao período do estudo com resolução de 30 x 30 m compostas por sete

bandas espectrais. A composição das imagens foi realizada com três bandas (TM5, TM4, TM3) georreferenciadas e registradas. Destas imagens foram obtidos dados de cobertura vegetal pelo Índice de Cobertura Vegetal (NDVI) e a classificação do uso do solo. A partir do processamento da imagem foi extraído o NDVI – *Normalised Difference vegetation Index* calculado, que é um índice da presença e da atividade fotossintética da vegetação verde e que está relacionado com a biomassa e a porcentagem da cobertura do solo, calculado pela seguinte equação:

$$NDVI = \frac{NIR - R}{NIR + R}$$

Em que: NIR: energia refletida na região do infravermelho próximo (banda 4) e R: energia refletida na região do vermelho (banda 3). Os valores de NDVI variam de -1 a 1, diretamente relacionados à cobertura vegetal. Foram construídos múltiplos buffers circulares em torno do riacho estudado, com diferentes raios (30, 60, 90, 120, 150, 200, 300, 400, 500 e 1000 metros).

Para classificar o uso do solo foram montados mosaicos das imagens, para posterior determinação das classes de uso do solo, como agricultura, pastagem, área desmatada, mata e cerrado para áreas circundantes aos riachos 100, 200 e 400m. No entanto, para resumir as variáveis foram determinadas duas grandes classes (Natural e Degradada) que são compostas a partir das classes inicialmente geradas (Natural: mata e cerrado; Degradada: agricultura, área desmatada e pastagem).

### ***Preditores espaciais***

A partir das coordenadas geográficas obtidas para cada riacho, foram criados filtros espaciais para representar o efeito da distância entre os locais utilizando a análise

de coordenadas principais de matrizes de vizinhança (em inglês Principal Coordinates of Neighbour Matrices Borcard & Legendre 2002; Dray, Legendre & Peres-Neto 2006). A computação dos PCNM envolve o cálculo da matriz pareada de distância Euclidiana truncada (variando até 1), o uso da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para extrair autovetores, de forma que os autovetores com autovalores positivos compõem os filtros espaciais (ou PCNMs) (Borcard & Legendre 2002; Nabout *et al.* 2009). Os filtros espaciais representam todas as escalas de variação possíveis, desde escalas mais grosseiras nos primeiros eixos (PCNMs) até escalas mais refinadas nos últimos (Borcard *et al.* 2004; Diniz-Filho & Bini 2005; Griffith & Peres-Neto 2006).

### ***Análise dos dados***

Para avaliar se as duas bacias hidrográficas apresentam diferenças nas características ambientais e na escala de paisagem realizamos um Teste *t* de amostras independentes para cada variável estudada. Assim foi possível localizar as variáveis que apresentavam valores distintos entre as bacias e desta forma, entender melhor a variação ambiental nas duas regiões.

### ***Curvas de Acumulação de táxons***

Foram construídas curvas de acumulação de espécies para avaliar a influência da intensificação do uso do solo sobre a diversidade local nas diferentes escalas, utilizando o método de *Jackknife I* com 1000 aleatorizações para determinar o número de espécies para cada nível hierárquico em função do esforço amostral. Todas as estimativas foram feitas considerando as sub-amostras como pseudo-réplicas estratificadas dentro de cada riacho e de cada nível superior do “aninhamento” (ver Fig.1B), sem reposição, excluindo

amostras em que não tiveram larvas de Trichoptera. Estas curvas são usadas para avaliar a eficiência de amostragem ou para comparar a riqueza entre áreas usando rarefação (Colwell 2005). As curvas baseadas na amostra descrevem o acúmulo de táxons devido o aumento do número de amostras em cada um dos níveis hierárquicos e podem ser comparadas entre estas diferentes escalas hierárquicas (Summerville & Crist 2004).

### ***Componentes da diversidade nas escalas hierárquicas***

Nós realizamos uma análise de partição aditiva da diversidade para avaliar as relações entre os componentes da diversidade nas diferentes escalas espaciais. Os dados foram organizados de acordo com a hierarquia: riachos (alfa), entre riachos (beta 1), entre microbacias (beta 2), entre sub-bacias (beta 3) e entre as duas bacias hidrográficas (beta 4). Assim, a diversidade total foi particionada nestes cinco componentes, como o modelo:  $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3 + \beta_4$ . A diversidade alfa foi calculada como a média da riqueza por amostra, expressa em porcentagem (Gering & Crist 2002; Veech *et al.* 2002; Crist, Pradhan-Devare & Summerville 2006). Os componentes de diversidade beta foram calculados como a diferença na composição taxonômica para cada escala espacial (riacho, microbacia, sub-bacia e bacia).

### ***A influência da hierarquia sobre a comunidade e fatores ambientais***

Para testar o efeito das escalas espaciais hierárquicas sobre a variação na estrutura da comunidade de Trichoptera e sobre os fatores ambientais foram realizadas Análises de

Variância Multivariadas Permutacionais - *PERMANOVA*, (Legendre & Anderson 1999; McArdle & Anderson 2001; Anderson 2006). Esta abordagem permite avaliar a mudança entre locais na composição considerando estruturas hierárquica aninhada, similares aos desenhos tradicionais de análises de variância de dados univariados (Legendre & Anderson 1999). Permite, ainda, a incorporação de co-variáveis bem como a identificação de escala de variação destas variáveis (Ver detalhes no Material Suplementar). Para comparar a diferença entre grupos de acordo com o desenho aninhado, a estatística F é particionada da soma de quadrados e dos produtos cruzados (SSCP), assim como nas análises de variância tradicionais, e a significância obtida usando aleatorizações apropriadas restritas dentro de cada sub-nível do aninhamento (Anderson 2001; ver detalhes no Material Suplementar).

Para cada conjunto de preditores, exceto HII, nós aplicamos uma Análise de Componentes Principais (PCA), com a finalidade de resumir a dimensionalidade e a colinearidade nos dados (Legendre & Legendre 2012). Foram retidos para interpretação os três primeiros eixos da PCA, os quais tiveram autovalores maiores do que a média total dos autovalores (Critério de Kaiser-Gutman). Nós identificamos a escala de variação de cada conjunto de preditores ao longo da hierarquia das redes hidrográficas utilizando a *PERMANOVA* baseada na Distância Euclidiana dos preditores originais (dados apresentados no material Suplementar Tab. 1S). Em uma segunda fase, a *PERMANOVA* foi calculada para os dados de abundância log-transformados da comunidade com base no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis de duas formas: primeiro considerando apenas os níveis hierárquicos aninhados das redes hidrográficas e quantificando sua influência sobre a comunidade de Trichoptera; e segundo inserindo cada um dos três conjuntos de preditores como co-variáveis ambientais separadamente, representando as características físico-químicas, a integridade de habitats e as

características das paisagens, respectivamente. Os testes de significância foram realizados usando 999 permutações, no qual numa primeira rodada riachos foram aleatorizados dentro das respectivas micro-bacias; depois micro-bacias foram aleatorizadas dentro das respectivas sub-bacias; e finalmente sub-bacias foram aleatorizadas dentro das duas bacias estudadas; por fim, o efeito do nível da bacia foi testado aleatorizando todos os riachos dentro de cada bacia, obtendo-se assim, o correto teste de significância para cada nível hierárquico estudado (Anderson 2001b; ver detalhes no Material Suplementar).

### ***Partição da variância de filtros ambientais e espaciais***

Finalmente, para avaliar a importância relativa das variáveis espaciais e ambientais sobre a composição taxonômica de Trichoptera foram utilizadas técnicas de partição da variância baseadas na análise de redundância parcial (RDAP). Esta análise quantifica as contribuições únicas e comuns dos conjuntos de variáveis explanatórias (Borcard, Legendre & Drapeau 1992; Legendre, Borcard & Roberts 2012; Legendre & Legendre, 2012). A RDA faz uso de múltiplas regressões, detectando a resposta na mudança na composição de espécies a múltiplos preditores, nesse caso, matrizes de dados ambientais (locais e paisagem) e espaciais (PCNMs), possibilitando a compreensão dos fatores relacionados com a estruturação das metacomunidades (Beisner *et al.*, 2006, Borcard *et al.*, 1992).

Estas análises representam a soma dos efeitos lineares das variáveis incluídas no modelo, os efeitos mostrados são parciais, portanto, corrigidos para excluir a variação que é devido a outros fatores (Magnusson & Mourão 2003) e o resíduo representa a variabilidade não explicada pelas variáveis incluídas no modelo. As frações dos coeficientes de variação ajustados ( $R^2$ ) derivadas destas análises representam (a) a

variação explicada exclusivamente por fatores ambientais, (b) a variação ambiental espacialmente estruturada, (c) a variação que pode ser atribuída unicamente a fatores espaciais e (d) a variação residual, ou seja, não explicada por nenhum dos fatores analisados (Borcard *et al.* 1992; Legendre *et al.* 2005). A significância dos valores foi medida por teste de permutação usando 999 randomizações (Peres-Neto *et al.* 2006). As variáveis, tanto ambientais como espaciais, utilizadas nesta análise foram previamente selecionadas pelo procedimento de “*forward selection*”, para reter somente as mais relacionadas com a variação da comunidade, evitando inflação do modelo e o Erro Tipo I. No “*forward selection*” as variáveis foram selecionadas usando um critério de adição de preditores segundo o seu nível de significância sobre a comunidade. Para os conjuntos de dados separados pela bacia hidrográfica, utilizamos as variáveis ambientais e espaciais selecionadas para todos os dados.

Foram realizadas três RDAs, uma considerando todos os pontos, e as demais considerando somente para o conjunto de dados de cada bacia hidrográfica, com o objetivo de compreender os processos que atuam nas duas regiões. As análises de redundância-RDA foram realizadas utilizando o programa R (R Development Core Team, 2011), com a função *varpart* no pacote Vegan (Oksanen *et al.* 2012).

## RESULTADOS

### *Caracterização ambiental*

As variáveis ambientais que se distinguem entre as bacias são: oxigênio dissolvido e cobertura vegetal a 150m e 1.000m do riacho, que foram maiores na Bacia do Tocantins, e refletem maior estado de conservação (Tab.1). Por outro lado, turbidez e porcentagem de uso do solo a 400 metros do riacho foram maiores na Bacia do Paraná, indicando maior intensidade no uso do solo e maior degradação.

Tabela 1: Variação dos fatores ambientais nas Bacias Hidrográficas do Paraná e Tocantins, valores em negrito são relacionados com teste  $t < 0.05$ , entre as duas bacias. Variáveis relacionadas às imagens de satélite dependem do raio (em metros) em que foram medidas e são dadas em porcentagem.

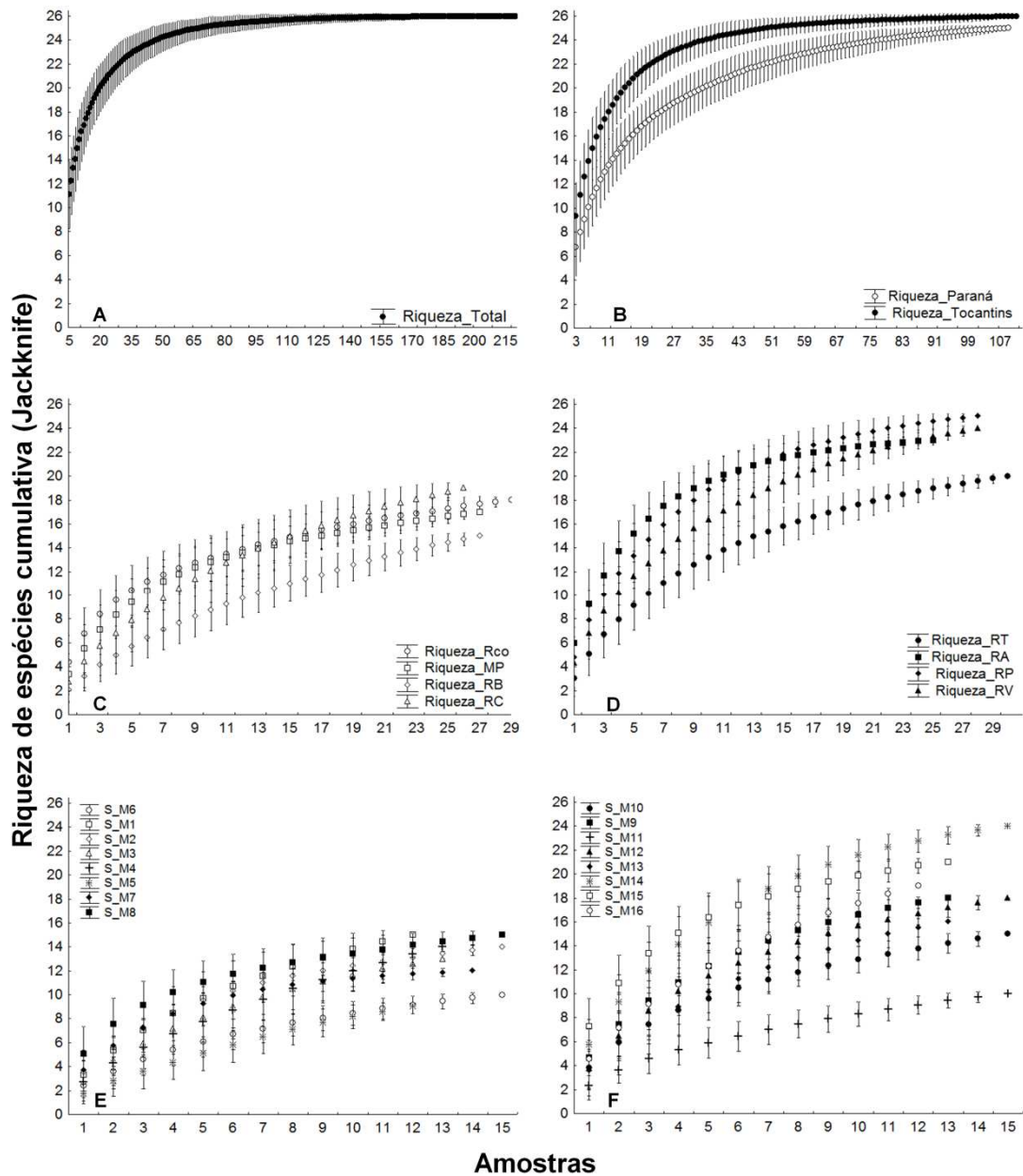
<b>Variáveis</b>	<b>Paraná</b>	<b>Tocantins</b>	<b>Total</b>
	<b>Média (Desvio)</b>	<b>Média (Desvio)</b>	<b>Média (Desvio)</b>
Oxigênio dissolvido (mg/L)	<b>8.378 (1.115)</b>	<b>9.395 (1.978)</b>	8.886 (1.670)
Condutividade elétrica ( $\mu$ S)	28.425(20.349)	54.650 (65.340)	41.538 (49.673)
pH	7.304 (0.658)	7.621 (0.982)	7.463 (0.842)
Temperatura da água (°C)	21.992(2.391)	21.379 (2.082)	21.685 (2.239)
Turbidez (NTU)	<b>20.325 (30.205)</b>	<b>4.303 (2.814)</b>	12.314 (22.713)
Vazão ( $m/s^3$ )	0.318 (0.318)	0.449 (0.526)	0.383 (0.435)
Índice de integridade-HII	0.763 (0.100)	0.794 (0.133)	0.779 (0.117)
Uso do solo_400m (%)	<b>0.732 (0.197)</b>	<b>0.497 (0.311)</b>	0.615 (0.284)
Área Natural_200m (%)	0.344 (0.253)	0.481(0.354)	0.413 (0.312)
Cobertura vegetal_1000m (%)	<b>0.050 (0.125)</b>	<b>0.163 (0.158)</b>	0.106 (0.152)
Cobertura vegetal _120m (%)	0.150 (0.252)	0.254 (0.211)	0.202 (0.236)
Cobertura vegetal _150m (%)	<b>0.133 (0.226)</b>	<b>0.263 (0.210)</b>	0.198 (0.225)
Cobertura vegetal _200m (%)	0.117 (0.218)	0.217 (0.204)	0.167 (0.215)
Cobertura vegetal _90m (%)	0.188 (0.276)	0.263 (0.202)	0.225 (0.242)

### ***Estrutura da comunidade***

Foram amostrados 6.593 indivíduos da ordem Trichoptera, pertencentes a 26 gêneros de 11 famílias nos 48 córregos da bacia do Rio Tocantins e Rio Paraná. Os gêneros mais abundantes foram *Smicridea* (Hidropsychidae) com 3.892 espécimes ocorrentes em todos os riachos amostrados ( $81,08 \pm 93,71$ ; média  $\pm$  desvio padrão), seguido por *Chimarra* (Philopotamidae) com 921 indivíduos em 25 riachos ( $19,19 \pm 42,64$ ). Alguns gêneros, no entanto, foram raramente amostrados como *Metrichia* (Glossosomatidae) e *Austrotinoides* (Ecnomidae), com três e sete indivíduos em somente três córregos.

### ***Curvas de Acumulação de táxons***

Considerando a escala mais ampla neste estudo, notamos que apenas a Bacia do Tocantins apresenta diversidade equivalente à curva com todos os pontos (Figs. 2A e 2B), o que pode ser consequência do seu menor estado de degradação (Tab.1). Isto se reflete nas curvas das outras escalas, pois observamos que a diversidade é mais elevada nas sub-bacias da Bacia do Tocantins. Nesta bacia, as sub-bacias apresentam riqueza entre 20 e 25 gêneros, enquanto na Bacia do Paraná, a riqueza máxima é 19 e a mínima é 15. As curvas de acumulação na escala de microbacias mostram que há grande variação nos valores de riqueza para ambas as bacias (Figs. 2C e 2D). Entretanto, o valor máximo para a Bacia do Paraná não passa de 15 gêneros (mínimo de 10), enquanto que na Bacia do Tocantins, a riqueza varia de 10 a 24 gêneros para as microbacias. Estes resultados sugerem que uma área mais extensa seria necessária para a conservação da diversidade desses organismos na Bacia do Paraná, que é mais intensamente impactada (Tab. 1).



**Figura 2:** Curvas de acumulação de táxons considerando as amostras de todos os riachos (A), assim como para cada bacia hidrográfica (B), para as sub-bacias e microbacias do Rio Paraná (C e E) e do Rio Tocantins (D e F).

### Partição aditiva

A partição aditiva, considerando as duas bacias hidrográficas, mostrou que a diversidade  $\alpha$  e  $\beta_1$  entre riachos representaram 34% e 24% da diversidade total, não

diferindo, entretanto, do esperado após 1.000 randomizações de indivíduos entre amostras (modelo nulo). A diversidade beta foi maior do que o esperado na escala de microbacia ( $\beta_2$ ), sub-bacia ( $\beta_3$ ) e bacia ( $\beta_4$ ), apesar de ser proporcionalmente maior para  $\beta_2$  e  $\beta_3$  (19 e 20,1%). Padrões distintos emergem quando particionamos aditivamente a diversidade para as duas bacias separadamente, e notamos que somente para a bacia do Rio Tocantins a diversidade observada na escala de riachos ( $\beta_1$ ) apresenta contribuição real de riqueza para a diversidade total. As escalas superiores (micro e sub-bacia) contribuíram com a diversidade total em ambas as bacias (Fig. 3), como verificado pela comparação com o modelo nulo. Na bacia do Rio Paraná, a variação da composição taxonômica ( $\beta$ ) entre as sub-bacias contribui com mais de 33% da diversidade total, seguida pela diversidade beta entre as microbacias, com 17%. Na bacia do Tocantins, no entanto, observa-se que a principal contribuição para a diversidade regional está na variação da composição faunística entre os riachos, seguida pela microbacia e sub-bacia (27%, 20% e 11%, respectivamente).

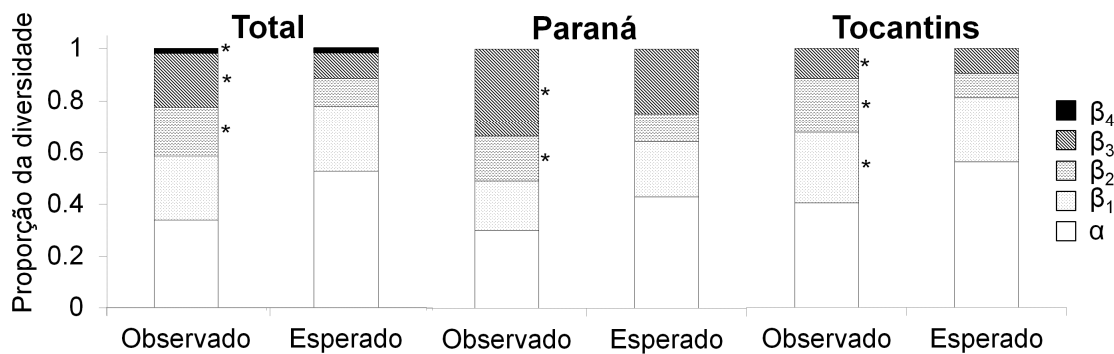


Figura 3: Proporção da diversidade observada e esperada, particionadas em alfa, e os componentes da diversidade beta na escala de riachos, microbacias, sub-bacias para cada uma das bacias hidrográficas e bacias (para o conjunto total de dados). Os asteriscos

indicam a proporção das amostras aleatorizadas que contém mais táxons do que o esperado para cada nível.

### ***A influência da hierarquia sobre a comunidade e fatores ambientais***

A variação espacial dos conjuntos de preditores ambientais foi observada principalmente na escala de microbacia para os dados físicos e químicos da água e para as variáveis de paisagem. O índice de integridade de habitat não foi explicado por nenhuma das escalas estudadas, provavelmente por refletir padrões mais locais em escalas mais finas (Tabela 1S). Estes conjuntos de preditores foram utilizados como co-variáveis para identificar o efeito das variáveis ambientais e do aninhamento hierárquico em diferentes escalas sobre a variação da comunidade.

A PERMANOVA resultante dos dados da comunidade apresentou resultados equivalentes aos obtidos quando foram inseridas co-variáveis. Em concordância com o resultado da partição de diversidade, a PERMANOVA também evidenciou maior variação da diversidade beta entre as sub-bacias, mostrando ainda a influência dos preditores ambientais, principalmente das variáveis físico-químicas e do índice de integridade de habitat (Fig.4). Estes resultados diferem das nossas previsões iniciais, de que os preditores ambientais teriam influência sobre a comunidade em diferentes escalas espaciais, mas o que vimos é que esta influência ocorre apenas no nível de sub-bacia.

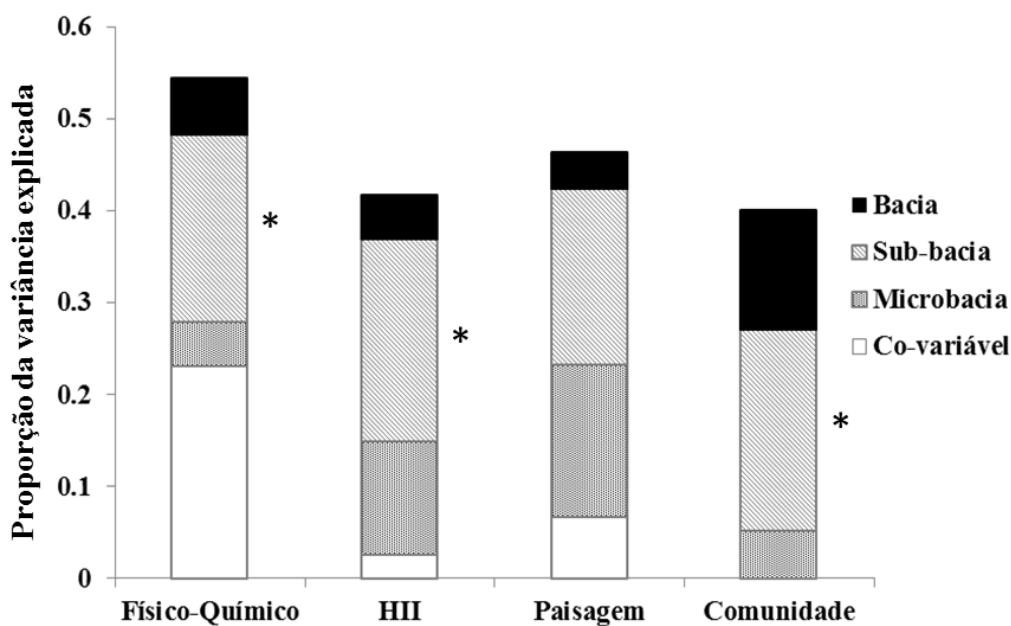


Figura 4: Variação da composição da comunidade (beta) entre as escalas hierárquicas (microbacia, sub-bacia e bacia), considerando os três conjuntos ambientais como covariáveis.

### *Partição da variância*

Ao considerar as bacias, 21,7% da variação da comunidade foi explicada pelos preditores ambientais e espaciais. A fração exclusiva do ambiente explicou 10,4%, enquanto as variáveis espaciais explicaram apenas 8,3% da mudança na composição da comunidade de Trichoptera entre os 48 riachos de nascente (Tab.3), já a fração compartilhada correspondeu a 2,8%. Para esta análise foram selecionadas cinco variáveis ambientais de qualidade de água, uso do solo e integridade física de habitat, assim como quatro variáveis espaciais (Tab.3).

Na bacia do Rio Tocantins um total de 24,9% da variância na comunidade de Trichoptera foi explicada, sendo que a fração ambiental representou a maior proporção (15,8%), enquanto que a fração compartilhada representou em torno de 2%. Entretanto,

para os riachos da bacia do Rio Paraná uma baixa explicação foi verificada, como esperado (Tab.3).

Tabela 3 - Resultados das Análises de Redundância parcial (RDAP) para todos os dados de Trichoptera e separados por bacias hidrográficas. A variância foi significativa a um nível inferior a 0,05% e a importância relativa de cada parâmetro está representada pelo  $R^2$  ajustado.

Dados	Fração	Variáveis	GL	$R^2$	F	Pr(>F)
<b>Geral</b>	Ambiente	Condutividade, Degradação (400m), O2, HII	3	0.104	2.479	< 0.001
	Compartilhado		0	0.028		
	Espaço	PCNM5,PCNM1, PCNM4, PCNM2	1	0.083	2.792	< 0.001
	Resíduo			0.783		
	Ambiente		4	0.020	0.915	0.625
<b>Paraná</b>	Compartilhado		0	-0.035		
	Espaço		4	0.032	0.982	0.052
	Resíduo			0.983		
	Ambiente		4	0.158	2.255	< 0.001
<b>Tocantins</b>	Compartilhado		0	0.020		
	Espaço		4	0.059	1.499	0.034
	Resíduo			0.761		

## DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que a variação na diversidade alfa, beta e gama é dependente da escala espacial, e que o grau de degradação regional afeta distintamente estes padrões. Nós arguimos que a intensificação do uso do solo causa uma

homogeneização dos habitats aquáticos que reflete na diminuição da riqueza local e regional e na diversidade beta das comunidades aquáticas de riachos. Este padrão de escalo-dependência com relação à comunidade de Trichoptera e aos preditores ambientais foi consistente entre as diferentes abordagens utilizadas, e corrobora nossas expectativas de menor diversidade em áreas impactadas, suportando outros estudos (ver (Harding *et al.* 1998; Flynn *et al.* 2009; Laliberté *et al.* 2010; Barragán *et al.* 2011; Flohre *et al.* 2011; Colzani *et al.* 2013). Verificamos que a diversidade regional é menor nas áreas de maior intensificação da agricultura (e.g. Bacia Paraná), comparado com áreas mais conservadas (e.g. Bacia Tocantins) e isso fica mais evidente nas escalas de microbacias e sub-bacias quando plotamos curvas de acumulação de espécies. Entretanto, há pouca variação na diversidade alfa, e nós mostramos que a principal contribuição para a diversidade regional é devido à elevada diversidade beta nas múltiplas escalas espaciais estudadas.

De fato, quando verificamos a contribuição relativa da diversidade alfa na escala de riacho e da diversidade beta em várias escalas, notamos que a maior parte da variação na diversidade regional é relacionada à variação da diversidade beta em escalas superiores a riachos (micro e sub-bacias), provavelmente em função da maior heterogeneidade ambiental ou pelo limite de dispersão dos organismos em escalas geográficas maiores (Leibold *et al.* 2004; Shurin, Cottenie & Hillebrand 2009). No entanto, é importante notar que somente na Bacia do Rio Tocantins a diversidade beta na escala de riachos foi maior do que o esperado, o que pode ser resultado de seu melhor estado de conservação regional o que reflete também localmente.

Nós verificamos que a diversidade beta entre riachos, microbacia e sub-bacias contribuiu para a diversidade total de Trichoptera, mas a proporção de importância de cada escala varia de acordo com a intensificação do uso do solo. Na região mais íntegra

(Bacia Tocantins), há maior representatividade da diversidade  $\beta$  em cada um dos riachos, e contribuição secundária das escalas de sub e microbacia. Comparativamente, a bacia do Rio Paraná tem uma maior contribuição regional da diversidade beta na escala de sub-bacias, seguida de microbacias, mas para riachos a diversidade beta não diferiu do esperado. Adicionado a isso, não há grandes diferenças da diversidade alfa entre os riachos estudados, a qual contribui com cerca de 30 a 40% e não difere do esperado. No entanto, apesar da diversidade local representar uma fração importante da diversidade regional, nossos resultados sugerem que o grau de complementariedade (diversidade beta) em escalas superiores a riachos é primordial para a manutenção da diversidade na região. Estes resultados indicam a influência da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade de insetos aquáticos (Brown 2003; Heino & Mykrä 2008; Ligeiro *et al.* 2010a; Brown *et al.* 2011). Em regiões mais degradadas ocorre uma homogeneização ambiental nos sistemas aquáticos, que reflete na fauna e para que haja um ganho de diversidade nestas áreas é preciso ampliar a escala geográfica, ao contrário do que observamos nas áreas com menor intensificação da agricultura que possui faunas distintas entre riachos (Harding *et al.* 1998; Bailey *et al.* 2007). A intensificação do uso do solo causa severas modificações nos ambientes aquáticos, com perda de habitat e alterações nas características da água (Griffith *et al.* 2002), que levam a homogeneização ambiental responsável pela perda de espécies mais sensíveis (Chakona, Phiri & Day 2008; Zhou, Wu & Peng 2012).

Historicamente, estudos sobre os efeitos de impactos antrópicos em riachos focam na avaliação da diversidade local e desconsideram a hierarquia aninhada de riachos de cabeceira. Apesar disso, os riachos são importantes componentes das bacias hidrográficas (Clarke *et al.* 2010; Finn *et al.* 2011), e compõem as redes dendríticas formando barreiras naturais a dispersão dos organismos (Brown *et al.* 2011). Entretanto,

a substituição de gêneros entre riachos, microbacias, sub-bacias e até mesmo entre bacias hidrográficas representa uma fração considerável da diversidade regional nestes ecossistemas, como demonstrado claramente neste estudo. Além disso, nossos resultados sugerem que a diversidade  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$  tendem a diminuir em áreas com maior intensificação da agricultura. Nossos resultados suportam os achados de outros autores para comunidades de animais e plantas terrestres em áreas agriculturáveis (Flohre *et al.* 2011) e é pioneiro em identificar as escalas de variação da diversidade associada com os fatores que determinam esses padrões. Assim, para melhor compreender estas variações na diversidade regional é preciso observar não somente a diversidade local, mas principalmente a mudança na composição de táxons nas múltiplas escalas hierárquicas de ecossistemas aquáticos.

A intensificação do uso do solo causa alteração da disponibilidade de microhabitats e modificação das características físicas e químicas da água que afetam diretamente as comunidades aquáticas (Griffith *et al.* 2002; Petersen & Masters 2004; Allan 2004; Niyogi *et al.* 2007; Death & Collier 2010; Zhou *et al.* 2012). Como os organismos estudados possuem uma fase aquática e outra terrestre, não somente a variação na qualidade da água pode influenciar suas comunidades, mas também a integridade da mata ciliar e da vegetação para além da zona ribeirinha, que pode alterar os ambientes para dispersão e sobrevivência na fase adulta (Petersen & Masters 2004). Nós testamos os efeitos conjuntos de preditores regionais relacionados à quantidade de vegetação na área da bacia, bem como os efeitos locais da qualidade da água e tamanho e integridade do hábitat (HII), separadamente usando o desenho da hierarquia aninhada da hidrografia, e verificamos que apenas preditores locais (qualidade da água e tamanho, e integridade) variaram consistentemente com as escalas de variação na

comunidade. Apenas a escala de sub-bacias explicou, significativamente, a variação da estrutura da comunidade de Trichoptera bem como nas co-variáveis preditoras.

Nós fomos capazes de identificar a importância relativa de diferentes conjuntos de preditores ao longo da hierarquia espacial (ver Material Suplementar), e que o efeito da heterogeneidade dos preditores ambientais locais na escala das sub-bacias é responsável pela variação na composição de espécies de Trichoptera. Aliando abordagens de partição aditiva a técnicas multivariadas baseadas em matrizes de distância, nós obtivemos resultados absolutamente similares quanto à importância das diferentes escalas estudadas na estruturação das comunidades. Ao contrário do esperado os fatores ambientais em múltiplas escalas não influenciam as comunidades em escalas distintas. Para estes organismos, as modificações nas características locais da água e de habitat no riacho podem ser determinantes para a variação na comunidade, principalmente devido à elevada seletividade de habitat e sensibilidade a alterações naturais ou antrópicas, como já foi verificado em diversos estudos (Mackay & Wiggins 1979; Buss *et al.* 2004; Chakona *et al.* 2008; Ruiz-García, Márquez-Rodríguez & Ferreras-Romero 2012).

Os fatores que determinam a variação na riqueza taxonômica e na composição das comunidades de Trichoptera em riachos têm sido estudados em diferentes regiões do mundo. Muitos estudos têm relacionado às mudanças taxonômicas nas comunidades com as características ambientais dentro da água como variações físicas ou químicas, assim como disponibilidade e qualidade de substratos (Galbraith *et al.* 2007; Costa & Melo 2007; Ligeiro *et al.* 2010b; Landeiro *et al.* 2012). Além desses, as modificações ambientais em escalas maiores relacionadas com o a cobertura vegetal e uso do solo (Galbraith *et al.* 2007) ou simplesmente com a variação espacial, para organismos com dificuldade de dispersão, podem influenciar na composição das comunidades entre os

locais (Leibold *et al.* 2004; Van de Meutter, De Meester & Stoks 2007; Löbel & Rydin 2009). Nosso estudo apresenta resultados distintos dos verificados por Galbraith *et al.*(2007) que encontraram igual contribuição de características locais e de paisagem para a mudança na composição da comunidade de Trichoptera.

Desta forma, é necessário entender se processos ambientais e espaciais afetam a estrutura das comunidades e nossos resultados indicam que as comunidades de Trichoptera são principalmente estruturadas em função da variação ambiental, mas há uma distinção destes padrões nas duas regiões estudadas, provavelmente em função da diferença na intensificação do uso do solo. Considerando todos os locais, verificamos que as comunidades são direcionadas tanto por fatores locais como pelos espaciais, mas com maior explicação pelas características ambientais. Em regiões mais pristinas, os filtros ambientais são principais responsáveis pela mudança na composição da comunidade aquática. A integridade da paisagem gera uma maior heterogeneidade nos sistemas aquáticos e a seleção de habitat, de acordo com os requerimentos ambientais, pelas espécies gera comunidades distintas entre os locais (Heino & Mykrä 2008; Heino 2012). Em paisagens fragmentadas, a homogeneidade ambiental reflete em baixa variação na composição de espécies, porque somente táxons bons dispersores, generalistas e resistentes a impactos colonizam estes ambientes.

As diferenças ambientais entre as duas bacias hidrográficas são percebidas, principalmente, nas variáveis de paisagem como intensidade de uso do solo em buffers de 400m ou de cobertura vegetal de 150 e 1000m em torno do riacho, assim como nas variáveis locais como oxigênio dissolvido e turbidez, que são fortemente influenciados pelo padrão de uso do solo das regiões adjacentes aos corpos aquáticos (Griffith *et al.* 2002; Gombeer *et al.* 2011). As alterações no padrão de uso do solo podem causar uma homogeneização de habitat em sistemas aquáticos inseridos na bacia de drenagem, por

retirada da mata ciliar que diminui a entrada de matéria alóctone, importante como habitat e recurso alimentar para muitas espécies, assim como assoreamento que reduz a heterogeneidade dos substratos de sistemas lóticos (Griffith *et al.* 2002). Além disso, aumentam o lançamento de produtos químicos que são carregados para a água e alteram as características físicas e químicas da água, como turbidez, concentração de nutrientes e oxigênio dissolvido na água (Anbumozhi, Radhakrishnan & Yamaji 2005) que afetam diretamente a biota aquática (Griffith *et al.* 2002; Kasangaki, Chapman & Balirwa 2008; Rocha *et al.* 2009), principalmente os táxons de insetos aquáticos que apresentam alta especificidade de habitat (Buss *et al.* 2004; Costa & Melo 2007; Jähnig & Lorenz 2008).

#### ***Denifiação das escalas de variação na diversidade: Implicações para conservação***

As redes de reserva, geralmente são criadas considerando as escalas importantes para que haja um aumento da proporção de espécies protegidas, para isso é imprescindível que se conheça a composição das comunidades e as escalas que maximizem diversidade (Brown 2003; Akasaka & Takamura 2011). A estrutura hierárquica aninhada de paisagens ripárias podem gerar distintos padrões de diversidade entre as escalas espaciais, por diferenças na heterogeneidade ambiental ou limitação de dispersão das espécies. No entanto, poucos estudos têm considerado as redes dendríticas de bacias hidrográficas como cenário para elaboração de estratégias para conservação da biodiversidade aquática (Linke *et al.* 2007; Clarke, Lewis & Ostendorf 2011). Este estudo representa um dos poucos trabalhos que visam avaliar os padrões espaciais da diversidade de insetos aquáticos tropicais em múltiplas escalas, principalmente por focar em escalas espaciais superiores a riachos e nossos resultados podem ser muito uteis para o entendimento da variação espacial das comunidades, que auxilia na

elaboração de estratégias fiéis para a conservação da diversidade aquática (Stendera & Johnson 2005; Clarke *et al.* 2010)

Nossos resultados corroboram expectativas de elevada diversidade beta em riachos de cabeceiras (Finn *et al.* 2011), e indicam a necessidade de desenvolvimento de estratégias efetivas de conservação em ecossistemas lóticos (Linke *et al.* 2007; Linke, Norris & Pressey 2008). Para a efetividade da conservação em riachos de cabeceira é necessário que vários riachos dentro de uma mesma bacia sejam incorporados à rede de unidades de conservação. Além disso, nós mostramos que na região mais impactada, a diversidade beta é maximizada só nas escalas espaciais maiores (micro e principalmente sub-bacias). Assim, para compreender uma maior proporção da diversidade regional em áreas degradadas é preciso que áreas mais extensas sejam preservadas, incorporando riachos de bacias distintas para conservar efetivamente uma diversidade compatível regionalmente.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

A predição de que os riachos em regiões degradadas pela intensificação do uso do solo e desmatamento, apresentariam menor diversidade alfa e beta foi confirmada. A homogeneização de habitat decorrente da degradação ambiental causa uma redução de táxons que colonizam tais áreas, assim para conservar um maior número de espécies nestas regiões é necessário selecionar riachos em uma área mais extensa. Já a bacia com menor intensificação do uso do solo, Rio Tocantins, apresenta pequenas regiões (microbacias) que possuem alta representatividade da fauna de Trichoptera observada no estado inteiro.

Verificamos também, que em redes hidrográficas a diversidade beta nas maiores escalas hierárquicas é a principal responsável pelo aumento da diversidade regional. Este

padrão foi verificado quando as duas bacias são consideradas em conjunto e para a bacia do Rio Paraná, corroborando a segunda hipótese inicial. Na bacia do Rio Tocantins, no entanto, a variação da composição taxonômica na menor escala hierárquica foi a principal responsável pela diversidade regional, denotando a heterogeneidade da fauna entre os riachos desta bacia hidrográfica. Os preditores ambientais predominantes na escala local (qualidade de água e integridade de habitat) foram os fatores relacionados com a variação da comunidade na escala de sub-bacia, refutando a hipótese inicial de que cada conjunto de variáveis ambientais atuaria em escalas distintas.

Os processos locais e regionais podem causar mudança na variação da composição das comunidades e nossos resultados indicam que as comunidades de Trichoptera são principalmente estruturadas em função de processos locais de variação ambiental. É importante ressaltar também que estes processos são dependentes da diferença na intensificação do uso do solo das regiões. Nas áreas menos impactadas, que possuem maior heterogeneidade ambiental nos sistemas lóticos os filtros ambientais são principais responsáveis pela mudança na composição da comunidade aquática. Por outro lado, nas áreas mais alteradas para exploração da agricultura, as comunidades aquáticas são muito homogêneas e nenhum dos preditores estudados possui relação com as comunidades. Este estudo reflete a necessidade de considerar ecorregiões que possuem variáveis ambientais semelhantes para estudos ecológicos e planejamentos para conservação, visto que auxilia no melhor entendimento dos padrões ecológicos que determinam a biodiversidade (Griffith *et al.* 2002).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akasaka M. & Takamura N. (2011) The relative importance of dispersal and the local environment for species richness in two aquatic plant growth forms. *Oikos***120**, 38–46.
- Allan J.D. (2004) Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics***35**, 257–284.
- Anbumozhi V., Radhakrishnan J. & Yamaji E. (2005) Impact of riparian buffer zones on water quality and associated management considerations. *Ecological Engineering***24**, 517–523.
- Anderson M.J. (2006) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. 32–46.
- Anderson M.J. (2001) Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences***58**, 626–639.
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., *et al.* (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters***14**, 19–28.
- Bailey R.C., Reynoldson T.B., Yates A.G., Bailey J. & Linke S. (2007) Integrating stream bioassessment and landscape ecology as a tool for land use planning. *Freshwater Biology***52**, 908–917.
- Barragán F., Moreno C.E., Escobar F., Halffter G. & Navarrete D. (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS one***6**, e17976.
- Belmaker J., Ziv Y., Shashar N. & Connolly S.R. (2008) Regional variation in the hierarchical partitioning of diversity in coral-dwelling fishes. *Ecology***89**, 2829–40.
- Bispo P.C., Oliveira L.G., Cresci V.L. & Silva M.M. (2001) A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnológica Brasiliensis***13**, 01–09.
- Borcard D. & Legendre P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling***153**, 51–68.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C. & Tuomisto H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology***85**, 1826–1832.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology***73**.
- Brown B.L. (2003) Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. *Ecology Letters***6**, 316–325.

- Brown B.L. & Swan C.M. (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *The Journal of Animal Ecology***79**, 571–80.
- Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Grant E.H.C., Hitt N.P., Maloney K.O., *et al.* (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society***30**, 310–327.
- Buss D.F., Baptista D.F., Nessimian J.L. & Egler M. (2004) Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia***518**, 179–188.
- Carvalho F.M.V., De Marco P. & Ferreira L.G. (2009) The Cerrado into-pieces: Habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil. *Biological Conservation***142**, 1392–1403.
- Chakona A., Phiri C. & Day J. a. (2008) Potential for Trichoptera communities as biological indicators of morphological degradation in riverine systems. *Hydrobiologia***621**, 155–167.
- Chust G., Pretus J.L., Ducrot D. & Ventura D. (2004) Scale dependency of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecology***19**, 41–57.
- Clarke A., Mac Nally R., Bond N. & Lake P.S. (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology***53**, 1707–1721.
- 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.
- Clarke K., Lewis M. & Ostendorf B. (2011) Additive partitioning of rarefaction curves: Removing the influence of sampling on species-diversity in vegetation surveys. *Ecological Indicators***11**, 132–139.
- Colwell R.. (2005) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- Colzani E., Siqueira T., Suriano M.T. & Roque F.O. (2013) Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic. *Biotropica***0**, 1–8.
- Costa S.S. & Melo A.S. (2007) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia***598**, 131–138.
- Crist T.O., Pradhan-Devare S. V & Summerville K.S. (2006) Spatial variation in insect community and species responses to habitat loss and plant community composition. *Oecologia***147**, 510–21.

- Crist T.O., Veech J. a, Gering J.C. & Summerville K.S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *The American naturalist***162**, 734–43.
- Cushman S.A. & Mcgarigal K. (2002) Hierarchical , Multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology***17**, 637–646.
- Death R.G. & Collier K.J. (2010) Measuring stream macroinvertebrate responses to gradients of vegetation cover: when is enough enough? *Freshwater Biology***55**, 1447–1464.
- Diniz-Filho J.A.F. & Bini L.M. (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography***14**, 177–185.
- Diniz-Filho J.A.F., Oliveira L.G. & Silva M. (1998) Explaining the beta diversity of aquatic insects in Cerrado streams from central Brazil using multiple Matel Test. *Revista Brasileira de Biologia***58**, 223–231.
- Domínguez E. & Fernández H.R. (2001) *Guia para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Editora Universidad Nacional de Tucumán, Tucuman.
- Dray S., Legendre P. & Peres-Neto P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling***196**, 483–493.
- Finn D.S., Bonada N., Múrria C. & Hughes J.M. (2011) Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society***30**, 963–980.
- Finn D.S. & Poff N.L. (2011) Examining spatial concordance of genetic and species diversity patterns to evaluate the role of dispersal limitation in structuring headwater metacommunities. *Journal of the North American Benthological Society***30**, 273–283.
- Flohre A., Fischer C., Aavik T., Bengtsson J., Berendse F., Bommarco R., *et al.* (2011) Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications***21**, 1772–81.
- Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., *et al.* (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters***12**, 22–33.
- Galbraith H.S., Vaughn C.C. & Meier C.K. (2007) Environmental variables interact across spatial scales to structure trichopteran assemblages in Ouachita Mountain rivers. *Hydrobiologia***596**, 401–411.
- Gering J.C. & Crist T.O. (2002) The alpha – beta – regional relationship : providing new insights into local – regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology letters***5**, 433–444.

- Gering J.C., Crist T.O. & Veech J. a. (2003) Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology***17**, 488–499.
- Gombeer S.C., Knapen D. & Bervoets L. (2011) The influence of different spatial-scale variables on caddisfly assemblages in Flemish lowland streams. *Ecological Entomology***36**, 355–368.
- Griffith D. a & Peres-Neto P.R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology***87**, 2603–13.
- Griffith J.A., Martinko E.A., Whistler J.L. & Price K.P. (2002) Interrelationships among Landscapes , NDVI , and Stream Water Quality in the U . S . Central Plains. *Ecological Applications***12**, 1702–1718.
- Harding J.S., Benfield E.F., Bolstad P. V, Helfman G.S. & Jones E.B. (1998) Stream biodiversity: the ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America***95**, 14843–7.
- Heino J. (2012) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society***7**.
- Heino J., Grönroos M., Ilmonen J., Karhu T., Niva M. & Paasivirta L. (2013) Environmental heterogeneity and  $\beta$  diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science***32**, 142–154.
- Heino J. & Mykrä H. (2008) Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology***33**, 614–622.
- Heino J., Mykrä H., Kotanen J. & Muotka T. (2007) Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography***30**, 217–230.
- Heino J., Mykrä H., Paavola R., Hamalainen H. & Koskenniemi E. (2003) Defining macroinvertebrate assemblage type of headwater: Implications of bioassessment. *Ecological Applications***13**, 842–852.
- Hepp L.U. & Melo A.S. (2013) Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia***703**, 239–246.
- Jähnig S.C. & Lorenz A.W. (2008) Substrate-specific macroinvertebrate diversity patterns following stream restoration. *Aquatic Sciences***70**, 292–303.
- Josefson A. (2009) Additive partitioning of estuarine benthic macroinvertebrate diversity across multiple spatial scales. *Marine Ecology Progress Series***396**, 283–292.
- Jost L. (2006) Entropy and diversity. **2**.

- Jost L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology***88**, 2427–2439.
- Jost L., DeVries P., Walla T., Greeney H., Chao A. & Ricotta C. (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions***16**, 65–76.
- Jurasinski G., Retzer V., Beierkuhnlein C., Retzer Æ.V. & Beierkuhnlein Æ.C. (2009) Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia***159**, 15–26.
- Kasangaki A., Chapman L.J. & Balirwa J. (2008) Land use and the ecology of benthic macroinvertebrate assemblages of high-altitude rainforest streams in Uganda. *Freshwater Biology***53**, 681–697.
- Kotliar N.B. & Wiens J.A. (2013) Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical for the study of heterogeneity framework. **59**, 253–260.
- Laliberté E., Wells J. a, Declerck F., Metcalfe D.J., Catterall C.P., Queiroz C., *et al.* (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology letters***13**, 76–86.
- 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. & Anderson M.J. (1999) Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. *Ecological Monographs***69**, 1–24.
- Legendre P., Borcard D., Peres-Neto P.R. & Legendre L. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs***74**, 435–450.
- Legendre P., Borcard D. & Roberts D.W. (2012) Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. *Ecology***93**, 1234–40.
- Leibold M. a., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters***7**, 601–613.
- Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fordyce J.A., Rahbek C., Weiser M.D., Dunn R.R., *et al.* (2012) Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings The Royal Society/ Biological sciences***279**, 266–74.
- Ligeiro R., Melo A.S. & Callisto M. (2010a) Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology***55**, 424–435.

- Ligeiro R., Silva D., Ferreira W., Rodrigues L. & Souza B. (2010b) Distribuição da diversidade de macroinvertebrados bentônicos nos dois principais riachos do Refúgio de Vida Silvestre Mata do Junco ( Capela , SE ). 26–29.
- Limberger R. & Wickham S. a (2012) Disturbance and diversity at two spatial scales. *Oecologia***168**, 785–95.
- Linke S., Norris R.H. & Pressey R.L. (2008) Irreplaceability of river networks: towards catchment-based conservation planning. *Journal of Applied Ecology***45**, 1486–1495.
- Linke S., Pressey R.L., Bailey R.C. & Norris R.H. (2007) Management options for river conservation planning: condition and conservation re-visited. *Freshwater Biology***52**, 918–938.
- Löbel S. & Rydin H. (2009) Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia***161**, 569–79.
- Mackay R. & Wiggins G. (1979) Ecological diversity in Trichoptera. *Annual Review of Entomology***24**, 185–208.
- MacNeil M.A., Graham N. a J., Polunin N.V.C., Kulbicki M., Galzin R., Harmelin-Vivien M., *et al.* (2009) Hierarchical drivers of reef-fish metacommunity structure. *Ecology***90**, 252–64.
- Magnusson W.. & Mourão G. (2003) *Estatística Sem Matemática*. Editora Planta, Londrina.
- Martins da Silva P., Berg M.P., Serrano A.R.M., Dubs F. & Sousa J.P. (2012) Environmental factors at different spatial scales governing soil fauna community patterns in fragmented forests. *Landscape Ecology***27**, 1337–1349.
- Mas E., Chust G., Pretus J.L. & Ribera C. (2009) Spatial modelling of spider biodiversity: matters of scale. *Biodiversity and Conservation***18**, 1945–1962.
- McArdle B. & Anderson M.J. (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based Redundancy Analysis. *Ecology***82**, 290–297.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. (1996) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, 4<sup>a</sup> ed. Kdall Hunt Piblishing Company, Iowa.
- Van de Meutter F., De Meester L. & Stoks R. (2007) Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology***88**, 1687–95.
- Meyer J.L., Strayer D.L., Wallace J.B., Eggert S.L., Helfman G.S. & Leonard N.E. (2007) The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association***43**, 86–103.

- Minshall G.W., Petersen R.C., Bott T.L., Cushing C.E., Cummins K.W., Vannote R.L., *et al.* (2013) Stream Ecosystem Dynamics of the Salmon River , Idaho : An 8th-Order System. *Journal of North American Benthological Society***11**.
- Miserendino M.L. & Masi C.I. (2010) The effects of land use on environmental features and functional organization of macroinvertebrate communities in Patagonian low order streams. *Ecological Indicators***10**, 311–319.
- Nabout J.C., Siqueira T., Bini L.M. & Nogueira I.D.S. (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica***35**, 720–726.
- Nakagawa M., Momose K., Kishimoto-Yamada K., Kamoi T., Tanaka H.O., Kaga M., *et al.* (2012) Tree community structure, dynamics, and diversity partitioning in a Bornean tropical forested landscape. *Biodiversity and Conservation***22**, 127–140.
- Nessimian J., Venticinque E., Zuanon J., De Marco P., Gordo M., Fidelis L., *et al.* (2008) Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia***614**, 117–131.
- Nimer E. (1979) *Climatologia do Brasil*, Superinten. IBGE, Rio de Janeiro.
- Niyogi D.K., Koren M., Arbuckle C.J. & Townsend C.R. (2007) Stream communities along a catchment land-use gradient: subsidy-stress responses to pastoral development. *Environmental management***39**, 213–25.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., B, O'Hara R. & L, Simpson G. (2012) vegan: Community Ecology Package (R package version 1.17-6).
- Passy S.I. & Enquist B. (2012) A hierarchical theory of macroecology. *Ecology letters*, 923–934.
- Peel M.C., Finlayson B.L. & McMahon T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences***11**, 1633–1644.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology***87**, 2614–25.
- Pes A.A.M.O., Hamada N. & Nessimian J.L.J. (2005) Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia***181**, 181–204.
- Petersen I. & Masters Z. (2004) Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. 934–950.
- Poff N.L. (1997) Stream Ecology Landscape filters and species traits : towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society***16**.

- Rocha R.R.A., Thomaz S.M., Carvalho P. & Gomes L.C. (2009) Modeling chlorophyll-a and dissolved oxygen concentration in tropical floodplain lakes (Paraná River, Brazil). *Brazilian journal of biology***69**, 491–500.
- Rodríguez-Zaragoza F. a., Cupul-Magaña A.L., Galván-Villa C.M., Ríos-Jara E., Ortiz M., Robles-Jarero E.G., *et al.* (2011) Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. *Biodiversity and Conservation***20**, 1655–1675.
- Roque F.O. & Trivinho-Strixino S. (2001) Benthic macroinvertebrates in mesohabitats of different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos - SP). *Acta Limnologica Brasiliensia***13**, 69–77.
- Ruiz-García A., Márquez-Rodríguez J. & Ferreras-Romero M. (2012) Implications of anthropogenic disturbance factors on the Trichoptera assemblage in a Mediterranean fluvial system: Are Trichoptera useful for identifying land-use alterations? *Ecological Indicators***14**, 114–123.
- Sasaki T., Katabuchi M., Kamiyama C., Shimazaki M., Nakashizuka T. & Hikosaka K. (2012) Diversity partitioning of moorland plant communities across hierarchical spatial scales. *Biodiversity and Conservation***21**, 1577–1588.
- Shurin J.B., Cottenie K. & Hillebrand H. (2009) Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia***159**, 151–9.
- Stendera S.E.S. & Johnson R.K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology***50**, 1360–1375.
- Summerville K.S. & Crist T.O. (2004) Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. **1**.
- Turner M.G., Neill R.V.O., Gardner R.H. & Milne B.T. (1989) Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern *Oo* : **3**, 153–162.
- Tylianakis J.M., Klein A.-M., Lozada T. & Tschardt T. (2006) Spatial scale of observation affects alpha, beta and gamma diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography***33**, 1295–1304.
- 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. **1**, 3–9.
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon***21**, 213–251.
- Whittaker R.J., Willis K.J. & Field R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography***28**, 453–470.
- Wiggins GB (1977) *Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera)*. Editora University of Toronto, Toronto.

- Wilson M. V & Shmida A. (1984) Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology***72**, 1055–1064.
- Wu J. (2004) Effects of changing scale on landscape pattern analysis : scaling relations. *Landscape Ecology***19**, 125–138.
- Wu J. (1999) Hierarqchy and scaling: Extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing***25**, 367–380.
- Zhou T., Wu J. & Peng S. (2012) Assessing the effects of landscape pattern on river water quality at multiple scales : A case study of the Dongjiang River watershed , China. *Ecological Indicators***23**, 166–175.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

### *PERMANOVA dos preditores ambientais*

Para cada conjunto de dados ambientais (HII, Paisagem e Qualidade da água + morfologia do canal) o efeito das diferentes escalas hierárquicas foi testado usando a análise de variância multivariada permutational - PERMANOVA (em inglês *Permutational multivariate analysis of variance*). O conjunto de variáveis da paisagem e da qualidade da água + morfologia do canal foram previamente sumarizados usando Análise de Componentes Principais (PCA). Na PERMANOVA foram usados os três primeiros eixos obtidos para cada conjunto de dados, com autovalores maiores do que o critério de Kaiser-Gutman (eixos maiores do que a média de todos os autovalores). A PERMANOVA foi rodada para cada conjunto de dados separadamente, usando a Distância Eucliniada, e a significância de cada fator aninhado foi testada com 999 permutações, usando o programa PERMANOVA v6.0 (Marti Anderson, 2005, disponível em: <http://www.stat.auckland.ac.nz/~mja>). A PERMANOVA permite testar o efeito simultâneo de um ou múltiplos fatores sobre uma matriz de distância (ou dissimilaridade): como segue: 1) Primeiro, os dados brutos da comunidade ou fatores ambientais são convertidos em matrizes de distância de escolha do usuário; 2A) depois a matriz pode ser convertida em autovetores usando a Análise de Coordenadas Principais e corrigindo autovalores negativos com transformações apropriadas e 3A) testando os efeitos dos fatores aninhados (ver detalhes em Legendre & Anderson, 1999); ou 2B) calculando a soma de quadrados e produtos cruzados da própria matriz (McArdle & Anderson, 2001), como usado neste estudo. Finalmente, 4) o exato teste de significância para análise de variância para desenhos hierárquicos aninhados é feito aleatorizando as unidades amostrais (e.g., riachos) mas restringindo as aleatorizações dentro de cada

categoria do fator hierárquico superior (e.g., micro-bacias, sub-bacias), o que possibilita robustez mesmo com um número limitado de unidades amostrais em desenhos balanceados (ver detalhes em Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001). O procedimento descrito aqui foi basicamente o mesmo usado para PERMANOVA dos dados da comunidade de Trichoptera, usando o índice semimétrico de Bray-Curtis, bem como quando foram incorporadas co-variáveis na PERMANOVA (ver texto principal).

Este procedimento permite incorporar corretamente o efeito do aninhamento hierárquico das diferentes escalas espaciais sobre a variação nos preditores ambientais, da comunidade, e o efeito sobre a comunidade quando consideradas co-variáveis ambientais. Neste estudo, as bacias foram inseridas como fatores aleatórios cruzados, e ambos os níveis da sub-bacia e microbacia foram tratados como fatores aleatórios aninhados às escalas superiores (bacia; bacia e sub-bacia, respectivamente). Não foi possível incorporar apropriadamente o nível de riachos devido pequeno ao número de amostras dentro deles ( $n=5$ ), desta forma o nível de riacho foi inserido como réplica.

Nesta análise dos efeitos da hierarquia espacial sobre os preditores espaciais e ambientais é interessante notar que as variáveis da paisagem e as variáveis da qualidade da água + morfologia do canal foram significativas na escala da microbacia (Tabela 1S). O HII não foi explicado em nenhuma das escalas, e provavelmente apresenta variação em escalas mais finas, e reflete padrões mais locais de modificação do uso do solo. Estes diferentes conjuntos de preditores foram analisados isoladamente como co-variáveis da hierarquia espacial sobre a comunidade de Trichoptera (ver texto principal).

**Tabela 1S** – PERMANOVA baseada na Distância Euclideana dos preditores ambientais mostrando a variância em cada nível das hierarquias espaciais consideradas no estudo e sua respectiva variação total.

		df	SS	MS	F	P(perm)	P(MC)
HII	Ba	1	18.636	18.636	2.286	0.142	0.117
	Su(Ba)	6	48.919	8.153	0.967	0.530	0.495
	Mi(BaxSu)	8	67.485	8.436	1.056	0.387	0.377
	Residual	32	255.596	7.987			
	Total	47	390.635				
Paisagem	Ba	1	42.997	42.997	1.205	0.258	0.333
	Su(Ba)	6	214.041	35.674	1.737	0.158	0.134
	<b>Mi(BaxSu)</b>	<b>8</b>	<b>164.322</b>	<b>20.540</b>	<b>2.371</b>	<b>0.013</b>	<b>0.006</b>
	Residual	32	277.234	8.664			
	Total	47	698.593				
Qualidade da água + tamanho do canal	Ba	1	15.049	15.049	2.578	0.123	0.087
	Su(Ba)	6	35.023	5.837	0.972	0.509	0.490
	<b>Mi(BaxSu)</b>	<b>8</b>	<b>48.054</b>	<b>6.007</b>	<b>2.223</b>	<b>0.002</b>	<b>0.003</b>
	Residual	32	86.481	2.703			
	Total	47	184.606				

### *Literatura citada*

- Anderson, M.J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M. J. (2001). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3), 626–639. doi:10.1139/cjfas-58-3-626
- Legendre, P., & Anderson, M. J. (1999). Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. *Ecological Monographs*, 69(1), 1–24.
- McArdle, B., & Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis, 82(1), 290–297.