

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

**FREQUÊNCIA DE OCUPAÇÃO E DIVERSIDADE BETA DE INSETOS AQUÁTICOS: A IMPORTÂNCIA
DA DISPERSÃO E DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

Luciano Fabris Sgarbi

Orientador: Dr. Adriano Sanches Melo

Goiânia - GO

Maio de 2013

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

**FREQUÊNCIA DE OCUPAÇÃO E DIVERSIDADE BETA DE INSETOS AQUÁTICOS: A IMPORTÂNCIA
DA DISPERSÃO E DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

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

Luciano Fabris Sgarbi

Orientador: Dr. Adriano Sanches Melo

Goiânia - GO

Maio de 2013

**FREQUÊNCIA DE OCUPAÇÃO E DIVERSIDADE BETA DE INSETOS AQUÁTICOS: A IMPORTÂNCIA
DA DISPERSÃO E DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

Luciano Fabris Sgarbi

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

Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado

Dr. Luis Mauricio Bini

Dr. Adriano Sanches Melo
(Orientador)

Goiânia - GO

Maio de 2013

"Você já se perguntou o que marca o nosso tempo aqui? Se uma vida pode realmente ter um impacto no mundo? Ou se as escolhas que fazemos importam? Eu acredito que sim e acredito que uma pessoa pode mudar muitas vidas para melhor, ou para pior."

Autor desconhecido

Agradecimentos

Depois de três anos aqui no *Goiáís BãoBissurdo*, chegou o momento de agradecer a todos que fizeram parte desta etapa. Sei que fazer um agradecimento é uma tarefa difícil, pois posso cometer um erro esquecendo de alguém, entretanto prefiro correr este risco e agradecer algumas pessoas que fizeram desta etapa em Goiânia, uma etapa mais produtiva e prazerosa.

Primeiramente gostaria de agradecer minha família, que mesmo a distância foram a peça mais importante para a chegada deste momento.

Ao meu orientador Prof. Dr. Adriano S. Melo, pelas grandes oportunidades e pela confiança desde o dia 21 de março de 2010. Admiro muito como você consegue separar o lado pessoal do profissional. Minha consideração e admiração por você é enorme.

À Carolina Caiado, pelos grandes momentos de parceria desde nosso primeiro campo até hoje. Palavras não expressam minha consideração por ti.

Ao Allan Santos (UFRJ), Carolina Caiado, Caroline Corrêa e Erikcsen Raimundi (UFES) pela valiosa ajuda e pela fabulosa companhia nas coletas de Trichoptera adulto. Sem vocês meus campos não seriam tão divertidos!

Ao Allan Santos e todo pessoal do Laboratório de Entomologia (UFRJ) pela ajuda na taxonomia de Trichoptera. Foram quase 30 dias aprendendo identificar tricópteros e conhecendo o Rio de Janeiro. Allan, muito obrigado pela recepção e acolhida ai na Cidade Maravilhosa.

A todas as pessoas que fazem do Laboratório de Ecologia de Insetos (UFG) um ambiente de trabalho divertido e produtivo. Em especial aos Professores Adriano S. Melo e Viviane G. Ferro e aos alunos Amanda Honório, Carolina Caiado, Carolina Moreno, Diogo Provete, Karen Neves, Verônica Bernardino e Vidal Carrascosa

À Carolina Caiado, Carolina Moreno, Daniel Silva, Diogo Provete, Lucas Jardim,

Marcos Vieira e Victor Lemes Landeiro por contribuir com algumas ideias, revisões dos capítulos e dos códigos de R.

Ao Prof. Dr. Victor Lemes Landeiro (UFMT) pela ajuda e paciência nos meus primeiros passos nos caminhos da programação em R.

Ao Prof. Dr. Glauco Machado (USP) pela amizade e pela oportunidade a mim dada em participar do Curso de Campo Ecologia da Mata Atlântica.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, por não medir esforços para que o PPG ande muito bem. Vocês tornam a UFG um lugar melhor!

Ao Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado (USP), por ter participado de uma parte importante de minha formação que foi o Curso de Campo Ecologia da Mata Atlântica e por ter gentilmente aceitado participar da minha banca.

Ao Prof. Dr. Luis Mauricio Bini, pelas valiosas conversas de corredor e algumas dicas na construção dessa dissertação. Além disso agradeço por ter aceitado participar de mais esta etapa importante que é minha banca.

Aos membros suplentes: Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho e Dr. Thiago Fernando Rangel, pelas conversas de corredor e por prontamente aceitarem participar como suplentes da minha banca.

Ao Prof. Jani Heino (*Finnish Environment Institute*; Finlândia), pelas valiosas dicas e discussões para a construção do segundo capítulo desta dissertação.

Aos "RepúbliCanil": Brenner Marra, Bruno Barbosa, Victor Arruda, Vitor Botacini e Zé Wilson. Pela parceria e por me aturar... rss. É massa morar com vocês!

Aos meus colegas de EcoEvol, que gostam da cerveja e batata-frita servidas pelo Paulista (Mestre dos Magos) na Pamonharia depois do expediente. Não vou citar todos os nomes, pois o espaço não permite, entretanto vou citar os nomes das pessoas que eu vejo por lá

com mais frequência (eu só sei por que passo na frente para ir para minha casa rss...):

Caroline Corrêa, Carolina Caiado, Daniel Silva, Danira Padilha, Edmar Oliveira, Lucas Jardim, Marcos Vieira, Paola Nobre e Tatianne Abreu.

Enfim, gostaria de dizer a todos que de uma forma ou de outra contribuíram para que esse momento chegasse: **MUITO OBRIGADO!!!** E aos que posso ter esquecido, minhas sinceras desculpas! Releve, pois neste momento minha cabeça está em outro mundo...

Luciano F. Sgarbi

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| RESUMO GERAL | 1 |
| INTRODUÇÃO GERAL | 2 |
| BIBLIOGRAFIA | 6 |
| CAPÍTULO I | 8 |
| PROPORÇÃO DE LOCAIS OCUPADOS EM RELAÇÃO À HABILIDADE DE DISPERSÃO E A ABUNDÂNCIA DE INSETOS AQUÁTICOS: A ESCALA ESPACIAL INFLUENCIA NO EFEITO DOS ATRIBUTOS DOS TÁXONS?..... | 8 |
| RESUMO | 9 |
| INTRODUÇÃO | 9 |
| MATERIAIS E MÉTODOS..... | 15 |
| Conjunto de Dados US-GSMNP | 16 |
| Conjunto de Dados US-EPA | 17 |
| Escala espacial..... | 17 |
| Atributos dos gêneros | 18 |
| Análise de Dados..... | 19 |
| RESULTADOS | 21 |
| DISCUSSÃO | 25 |
| ANEXO A..... | 33 |
| Conjunto de Dados US-GBIF..... | 33 |
| Resultados | 33 |
| Bibliografia..... | 36 |
| CAPÍTULO II..... | 37 |
| RESPOSTA DA DIVERSIDADE BETA A VARIÁVEIS FÍSICAS E QUÍMICAS EM COMUNIDADES DE INSETOS AQUÁTICOS: A ESCALA ESPACIAL TEM EFEITO SOBRE O PODER PREDITIVO DESTAS VARIÁVEIS? | 37 |
| RESUMO | 38 |
| INTRODUÇÃO | 39 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 42 |
| Conjunto de dados | 42 |

| | |
|----------------------------|----|
| Insetos aquáticos..... | 42 |
| Variáveis ambientais..... | 43 |
| Análises estatísticas..... | 44 |
| RESULTADOS | 45 |
| DISCUSSÃO | 49 |
| BIBLIOGRAFIA | 51 |
| CONCLUSÃO GERAL | 54 |

RESUMO GERAL

Entender processos que causam a variação na distribuição dos táxons, observada na natureza, é um dos principais objetivos da ecologia. Neste sentido, processos baseados na tolerância dos táxons a fatores bióticos e abióticos ou processos baseados na diferença de habilidade de dispersão entre táxons são explicações para estes padrões. No entanto, o efeito destes processos podem mudar em função da escala de estudo. Esta mudança ocorre pois de modo geral o efeito de processos relacionados a habilidade de dispersão aumentam com o aumento da escala espacial, enquanto o efeito de processos relacionados a variáveis bióticas e abióticas apresenta efeito contrário, sendo mais importantes em escalas locais. Neste sentido, avaliei como atributos relacionados a dispersão e a abundância média dos táxons de insetos aquáticos afetam a proporção de locais ocupados em várias escalas espaciais (de 2.500 a 1.000.000 km²). Também avaliei grupos de variáveis físicas e grupos de variáveis químicas influenciam na variação na abundância de gêneros que compõem comunidades de insetos aquáticos. Avaliei estes dois objetivos com dados de composição de insetos aquáticos das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera. De modo geral, a abundância e a ocorrência no deriva influenciaram positivamente a proporção de locais ocupados para todas as ordens estudadas, e o efeito destes atributos apresentaram relação positiva com o aumento da escala. Os demais atributos diretamente relacionados à dispersão tiveram efeitos variáveis entre as ordens e de modo geral, apenas a proporção de locais ocupados pelos gêneros de Trichoptera foi influenciada pelos atributos de dispersão. Ao nível de comunidades, as variáveis ambientais não foram importantes para explicar a variação na abundância dos gêneros nas escalas estudadas e ao mesmo tempo, a ausência de efeito se manteve constante ao longo de todas as escalas estudadas.

INTRODUÇÃO GERAL

Entender os processos que explicam a distribuição das espécies assim como a variação na composição de espécies entre comunidades é um dos principais objetivos da Ecologia. Processos baseados na tolerância dos táxons a fatores bióticos e abióticos ou processos baseados na diferença de habilidade de dispersão entre táxons são explicações para estes padrões observados na natureza. Segundo a perspectiva de que a distribuição das espécies ou a variação entre comunidades é governada por processos relacionados a características do ambiente uma teoria que busca explicar esses padrões na ecologia é a Teoria do nicho (Hutchinson 1957). A teoria do nicho prediz que o conjunto de fatores bióticos e abióticos a qual uma espécie está submetida influenciam diretamente sua persistência e distribuição. Segundo essa teoria uma espécie só é encontrada em locais onde as variáveis bióticas e abióticas estejam dentro de um limite tolerável. Alternativamente, explicações baseadas na habilidade de dispersão das espécies, como a teoria Neutra proposta por Hubbell (2001), prediz que todas as espécies apresentam as mesmas tolerâncias às características do ambiente e a diferença entre as espécies está apenas em sua habilidade de dispersão.

Ambas as teorias tem implicações importantes tanto ao nível de distribuição de espécies como na estruturação de comunidades. Ao nível de distribuição de espécies, segundo a perspectiva do nicho, espécies com uma maior amplitude de tolerâncias aos fatores bióticos e abióticos podem também apresentar uma amplitude de distribuição maior ou ocupar mais locais em escala regional (Guisan & Thuiller 2005). Já ao nível de comunidades, a composição de espécies deve mudar em resposta a mudanças nos fatores bióticos e abióticos (Melo et al. 2009; Chase 2010). Alternativamente, segundo a teoria neutra (habilidade de dispersão), independentemente dos fatores bióticos e abióticos, a distribuição de uma espécie

ou a proporção de locais que uma espécie ocupa está diretamente ligado à sua habilidade de chegar até lá (Hoffsten 2004). Ao nível de comunidades a habilidade de dispersão das espécies ou a distância entre locais tem efeitos sobre a variação na composição de espécies entre comunidades (Nekola & White 1999; Steinitz et al. 2006).

Ecólogos muitas vezes fazem generalizações para múltiplas escalas a partir de estudos feitos em uma única escala. No entanto, vários padrões e processos são altamente dependentes da escala de observação (Rahbek & Graves 2001) e assim como padrões podem mudar com a escala, os processos que geram esses padrões também operam em determinadas escalas e desaparecem em outras (Shmida & Wilson 1985). Enquanto em escala local a distribuição dos indivíduos de uma espécie é limitada principalmente por fatores relacionados ao nicho (Boyer & Bosch 2004) o aumento da escala faz com que outros fatores se tornem mais importantes, como por exemplo, a habilidade de dispersão (Hoffsten 2004; Rundle et al. 2007). Portanto, o entendimento de processos que geram padrões requer que levemos em consideração a heterogeneidade das escalas espaciais (Wu & Loucks 1995).

A dispersão das espécies vem sendo considerada a pedra angular da moderna teoria ecológica, e vem sustentando a principal parte do trabalho dedicado à dinâmica de populações (Hoffsten 2004) e estrutura de comunidades (Steinitz et al. 2006). Dependendo da escala, a habilidade de dispersão têm implicações importantes sobre a proporção de locais que uma espécie ocupa em escala regional (Hoffsten 2004) ou área de distribuição de uma espécie em escalas mais amplas (Cain et al. 1998; Rundle et al. 2007). Neste sentido, informações sobre frequência, escala e os fatores que afetam a dispersão são essenciais para a compreensão de muitos processos ecológicos como dinâmica de populações em escalas regionais.

No primeiro capítulo, intitulado: "*Proporção de locais ocupados em relação à*

habilidade de dispersão e a abundância de insetos aquáticos: A escala espacial influencia no efeito dos atributos dos táxons?", busquei entender, para três ordens de insetos aquáticos (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) como a mudança da escala de estudo influencia a relação entre a proporção de locais ocupados e i) atributos relacionados à dispersão tanto de larvas como de adultos e ii) a abundância média local. Larvas de insetos aquáticos realizam deriva ou natação como uma forma de dispersão direcional ao longo do riacho e espera-se que táxons que realizam essa forma de dispersão com mais frequência também apresentem uma maior proporção de locais ocupados. Por outro lado, como a dispersão dos adultos não é estritamente relacionada aos cursos d'água e o aumento nessa habilidade de dispersão faz com que aumente a chance de uma espécie chegar a locais mais distantes, hipotetizo que o efeito do movimento dos adultos seja positivo em todas as escalas e que a magnitude do efeito deste atributo aumente com o tamanho da escala de estudo. Complementarmente, devido a forma como a abundância está distribuída ao longo da área de distribuição de uma espécie, espero uma relação positiva entre o aumento da escala e a magnitude deste atributo.

Em comunidades com espécies que respondem fortemente a processos relacionados ao nicho pode haver diferenças de diversidade ou em composição de espécies em resposta a heterogeneidade ambiental. Em riachos, dependendo do grupo de variáveis utilizadas como medida para a heterogeneidade ambiental (*i.e.*, físicas ou químicas), pode-se obter valores bastante distintos de heterogeneidade ambiental em função da forma com que estas variáveis variam ao longo do espaço (Allan 1995). Por exemplo, enquanto a heterogeneidade ambiental medida a partir de variáveis físicas (*i.e.*, tipo de substrato, velocidade de fluxo) podem apresentar valores muito dissimilares entre dois ambientes muito próximos geograficamente (*i.e.*, remanso e corredeira), o mesmo pode não ocorrer quando medimos heterogeneidade

ambiental utilizando variáveis químicas (i.e., pH e condutividade) (Peterson et al. 2006). Isto ocorre pois as variáveis químicas são conhecidas por apresentar baixa variação entre locais geograficamente próximos (Peterson et al. 2006). Por outro lado, com o aumento da distância geográfica a variabilidade nas características físicas se mantém constante, enquanto as variáveis químicas podem apresentar alta variabilidade ao longo do espaço. Devido à forma dissimilar com que os diferentes grupos de variáveis (i.e., químicas vs. físicas) se comportam ao longo do espaço, espera-se que a composição da comunidade seja influenciada de forma diferente pelos diferentes grupos de variáveis (i.e., químicas vs. físicas) nas diferentes escalas de estudo.

No segundo capítulo intitulado: "*Resposta da diversidade beta a variáveis físicas e químicas em comunidades de insetos aquáticos: A escala espacial tem efeito sobre o poder preditivo destas variáveis?*", testei como a variação na composição da comunidade de insetos aquáticos (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) é explicada por dois grupos de variáveis ambientais: i) variáveis físicas e ii) variáveis químicas. Devido ao fato destas variáveis terem comportamentos distintos em diferentes escalas espaciais, testei como o poder de explicação de cada grupo de variáveis muda em função da escala de estudo. Assumindo a premissa que as variáveis químicas variam pouco em escala local e sua variabilidade aumenta com o aumento da escala espacial. Como consequência, eu espero que a proporção da variação das comunidades explicada pelas variáveis químicas será pequena em escala local, no entanto, seu efeito aumentará com o aumento do tamanho da escala espacial. Para as variáveis físicas, que supostamente devem ter alta variabilidade em escala local, eu espero que a proporção da variação na composição da comunidade explicada por elas será grande em escala local, mas seu efeito diminua com o aumento da escala espacial.

BIBLIOGRAFIA

- Allan, D.J. (1995). *Stream ecology: Structure and function of running waters*. 1st edn. Chapman & Hall, London.
- Boyero, L. & Bosch, J. (2004). The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hydrobiologia*, 524, 125–132.
- Cain, M., Damman, H. & Muir, A. (1998). Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, 68, 325–347.
- Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328, 1388–91.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Hoffsten, P.-O. (2004). Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology*, 49, 810–817.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32, 226–236.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.
- Peterson, E.E., Merton, A.A., Theobald, D.M. & Urquhart, N.S. (2006). Patterns of spatial autocorrelation in stream water chemistry. *Environmental Monitoring and Assessment*, 121, 571–96.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4534–9.
- Rundle, S.D., Bilton, D.T., Abbott, J.C. & Foggo, A. (2007). Range size in North American *Enallagma* damselflies correlates with wing size. *Freshwater Biology*, 52, 471–477.

- Shmida, A. & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.
- Steinitz, O., Heller, J., Tsoar, A., Rotem, D. & Kadmon, R. (2006). Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33, 1044–1054.
- Wu, J. & Loucks, O. (1995). From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 70, 439–466.

CAPÍTULO I

**PROPORÇÃO DE LOCAIS OCUPADOS EM RELAÇÃO À HABILIDADE DE DISPERSÃO E A
ABUNDÂNCIA DE INSETOS AQUÁTICOS: A ESCALA ESPACIAL INFLUENCIA NO EFEITO DOS
ATRIBUTOS DOS TÁXONS?**

RESUMO

A distribuição das espécies pode estar fortemente relacionada à limitação de dispersão e isto pode ter influência direta sobre o número de locais que uma espécie ocupa. No entanto, padrões e processos ecológicos são altamente dependentes da escala espacial onde, o efeito de processos podem se modificar em função da mudança da escala de observação. Neste sentido, busquei entender como a abundância média local e atributos relacionados à habilidade de dispersão influenciam a proporção de locais ocupados para gêneros de três ordens de insetos aquáticos (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera). Complementarmente avaliei como a mudança da escala de estudo afeta esta relação. Observei que a abundância média local e a ocorrência na deriva influenciaram positivamente a proporção de locais ocupados para todas as ordens estudadas e seu efeito apresentou relação positiva com o aumento da escala. De modo geral, os atributos relacionados ao movimento do adulto influenciaram apenas a proporção de locais ocupados pelos gêneros da ordem Trichoptera. Com estes resultados pode-se concluir que padrões podem ser fortemente dependentes da extensão da escala espacial e ou dos processos envolvidos

INTRODUÇÃO

As espécies não se distribuem de forma homogênea no espaço, o que pode ser explicado por processos relacionados ao nicho (Hutchinson 1957; Pulliam 2000; Soberón & Peterson 2005), e ou processos relacionados à limitação de dispersão das espécies (Clark et al. 1998; Pulliam 2000; Soberón & Peterson 2005). Os processos relacionados ao nicho (Hutchinson 1957) influenciam diretamente a persistência e distribuição das espécies, que segundo essa perspectiva, uma espécie só é encontrada em locais onde os recursos estejam disponíveis e as

condições bióticas e abióticas estejam dentro de um limite tolerável (Guisan & Thuiller 2005). Por outro lado, a distribuição das espécies está fortemente relacionada à limitação de dispersão dos indivíduos (Clark et al. 1998). A limitação na habilidade de dispersão pode ter influência direta sobre a proporção de locais que uma espécie ocupa pelo fato da habilidade de dispersão apresentar efeito direto sobre as taxas de extinção local e ou de colonização de uma espécie. Deste modo, o aumento nas taxas de colonização e ou diminuição nas taxas de extinção local faz com que espécies com maior habilidade de dispersão também apresentem maior número de locais ocupados, pois, independentemente dos fatores bióticos e abióticos locais, uma espécie só estará presente em um local favorável se esta conseguir se deslocar até o local (Clark et al. 1998).

Devido a dificuldade em estimar a habilidade de dispersão, estudos empíricos são raros e em sua maioria utilizam-se atributos da espécie como substitutos da habilidade de dispersão (Mech & Zollner 2002). Estes atributos frequentemente estão associados a características morfológicas ou ecológicas que supostamente aumentam a chance da espécie se dispersar (*i.e.* ocupar mais locais adequados). Alguns atributos como a morfologia da asa (Hoffsten 2004; Böhning-Gaese et al. 2006; Beck & Kitching 2007; Rundle et al. 2007) e o tamanho do corpo (Brown 1995) influenciam diretamente a habilidade de dispersão e por consequência, estes atributos têm sido utilizados frequentemente como preditores da amplitude total de distribuição das espécies (Rundle et al. 2007) e a proporção de sítios adequados que a espécie ocupa em escala regional (Hoffsten 2004). A relação entre habilidade de dispersão e amplitude de distribuição é esperada pelo fato da habilidade de dispersão dos indivíduos ditar as taxas com que populações locais são extintas, através do efeito resgate (Brown & Kodric-Brown 1977), ou influencia a taxa com que novos locais são colonizados

(Gonzalez et al. 1998), fazendo com que espécies com maior habilidade de dispersão apresentem também uma maior proporção de locais ocupados.

Outros atributos não apresentam influência direta sobre a habilidade de movimento, mas podem aumentar o sucesso de colonização e diminuir a taxa de extinção local. A relação positiva entre abundância local e a frequência de ocorrência das espécies é um dos padrões mais comuns em macroecologia (Gaston 1996, 2000; Gaston et al. 1997; Gonzalez et al. 1998). Isto ocorre pois o aumento do número de "propágulos" faz com que a probabilidade do táxon chegar a mais locais aumente por diversos fatores (Gaston 2000; Verberk et al. 2010).

Padrões ecológicos são altamente dependentes da escala espacial (Rahbek & Graves 2001). Por exemplo, a proeminência das variáveis ambientais sobre a ocorrência e abundância das espécies se modifica em função da mudança da escala de observação. Ainda, a importância da habilidade de dispersão das espécies pode mudar em função da escala de estudo (Hortal et al. 2010). Ao longo de um ambiente contínuo, a ausência de uma espécie em um local favorável pode ser resultado ou de sua habilidade de dispersão limitada, ou devido ao breve intervalo de tempo em que a área tornou-se adequada ou ainda por algum evento de extinção local muito recente (Cain et al. 1998; Svenning & Skov 2004) no qual a espécie ainda não teve chance ou não conseguiu chegar ao local devido a uma limitação de dispersão (Clark et al. 1998). Deste modo, a distribuição das espécies em escalas amplas é fortemente influenciada por fatores diretamente relacionados ao movimento. Em escala regional a habilidade de dispersão das espécies também é um fator que limita o número de locais que uma espécie ocupa (Hoffsten 2004). Isto ocorre devido ao balanço positivo entre taxas de extinção (Brown & Kodric-Brown 1977), e colonização (Gonzalez et al. 1998), fazendo com que, de modo geral, espécies com maior mobilidade aumentem a proporção de sítios que a

espécie ocupa (Hoffsten 2004). Finalmente, em escala local, a distribuição das espécies é mediada quase que exclusivamente por fatores relacionados ao nicho (Boyer & Bosch 2004) e a habilidade de dispersão passa a ter importância reduzida.

Atualmente, estudos em macroecologia apresentam um forte viés quanto ao grupo taxonômico, sistema de estudo e escala espacial. Muitos estudos foram conduzidos com vertebrados (principalmente aves e mamíferos) e plantas superiores (Heino 2011). Por outro lado, outros grupos, como os invertebrados, tem recebido pouca atenção (Diniz-Filho et al. 2010). Existe também uma tendência de que sistemas marinhos e terrestres sejam examinados com mais atenção do que os de água doce (Heino 2009), geralmente com foco em uma única escala espacial. No entanto, o entendimento de padrões e processos depende da escala espacial (Wu & Loucks 1995). Desse modo, generalizações em macroecologia devem ser vistas com cautela, pois a intensidade da relação entre a variável resposta e preditoras pode variar de acordo com o grupo taxonômico (Gouveia et al. 2013) com o sistema de estudo (Rahbek 2004) e/ou com a escala espacial (Rahbek & Graves 2001).

Sistemas de riachos são adequados para testar hipóteses baseadas na relação entre a habilidade de dispersão/colonização e o número de locais ocupados pois apresentam alta diversidade taxonômica e fronteiras claras entre ambientes potencialmente adequados e inadequados (Bohonak & Jenkins 2003). Geralmente, os insetos das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera são bastante comuns e altamente dependentes dos ambientes de riachos (Holzenthall et al. 2007; Barber-James et al. 2008; Fochetti & Tierno de Figueroa 2008; Moor & Ivanov 2008). Estes grupos também apresentam uma grande variabilidade quanto à habilidade de dispersão (Poff et al. 2006), com diferentes estratégias ao longo do seu ciclo de vida. Durante a fase imatura, estes insetos são aquáticos (com raras exceções) e se

dispersam pelo curso do riacho por deriva (dispersão passiva seguindo o fluxo da água) (Müller 1982) ou por natação (dispersão ativa seguindo o fluxo ou não). A fase adulta é terrestre e (frequentemente) alada, uma característica importante para o movimento dos indivíduos no riacho e entre riachos (Malmqvist 2000).

Mesmo que estes grupos de insetos aquáticos apresentem amplas distribuições e alta variabilidade quanto a dispersão, há uma grande lacuna de conhecimento do efeito da dispersão sobre a distribuição destes grupos. Para insetos aquáticos a morfologia pode ter grandes efeitos na capacidade de voo, e estes atributos, por consequência, podem ser considerados uma medida indireta da capacidade de dispersão (Hoffsten 2004). Como estimar a capacidade de dispersão desses insetos aquáticos é de fato muito difícil, alguns poucos estudos (Malmqvist 2000; Hoffsten 2004; Rundle et al. 2007) tem relacionado os atributos morfológicos com a distribuição das espécies e estes encontraram uma relação positiva entre distribuição geográfica e traços morfológicos associados à capacidade de voo (Malmqvist 2000; Hoffsten 2004; Rundle et al. 2007), e a características ecológicas como a abundância (Heino 2005; Siqueira et al. 2009; Verberk et al. 2010). Entretanto, o conhecimento sobre o efeito do movimento de imaturos (e.g. habilidade de natação e ocorrência na deriva) se resume a poucos estudos (Müller 1982; Macneale et al. 2005). Deste modo, a lacuna de conhecimento juntamente com a alta riqueza de espécies dessas três ordens, sua distribuição geográfica ampla e a alta variabilidade intra-ordem nos atributos relacionados ao movimento, faz com que estes grupos sejam fortes candidatos para testar a relação entre dispersão/colonização e distribuição.

Embora exista uma lacuna no conhecimento dos efeitos do movimento das formas imaturas de insetos aquáticos, algumas teorias têm sido propostas para explicar a distribuição

destes grupos. Uma dessas teorias é o ciclo de colonização (Müller 1982) na qual se propõe que as formas imaturas se dispersam rio abaixo por deriva ou natação (Williams & Feltmate 1992; Allan 1995) e que o voo dos adultos (preferencialmente rio acima) é uma adaptação que compensa o movimento dos imaturos rio abaixo (Müller 1982). No entanto, dada a natureza dendrítica dos riachos, é possível que espécies que derivam mais também apresentem maior chance de ocupar mais locais, simplesmente se o voo do adulto rio acima for independente do riacho de onde a larva veio. Portanto, espera-se que as formas de movimento dos imaturos (e.g., deriva) apresentem efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados, já que a dispersão dos imaturos pode ser complementar a dos adultos.

Busquei entender como a mudança da escala de estudo influencia a relação entre a proporção de locais ocupados e atributos relacionados à dispersão de larvas e adultos, tais como abundância média local, frequência de ocorrência na deriva, habilidade de natação, distância de movimento da fêmea (voando) antes da oviposição e vigor de voo. Esta relação foi avaliada em nível de gênero, para as ordens de insetos aquáticos (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em diferentes escalas espaciais. Especificamente, testei as seguintes hipóteses:

i) De forma geral, a habilidade de dispersão é considerada um fator limitante para a distribuição das espécies. Portanto, hipotetizo que atributos relacionados a dispersão apresentam efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros em todas as escalas.

ii) Insetos aquáticos, nas formas imaturas, utilizam a deriva como uma forma de dispersão direcional seguindo o fluxo do riacho. Assumindo a premissa de que os insetos aquáticos, quando adultos, i) apresentam dispersão rio acima para compensar a deriva e ii)

estes não são exclusivamente fiéis aos riachos de origem da larva, espera-se que gêneros comumente observados na deriva apresentem maior proporção de locais ocupados quando comparados a gêneros raramente observados na deriva. Adicionalmente, busquei entender se a habilidade de natação das larvas apresenta efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros

iii) Assumindo a premissa de que a dispersão dos adultos não é estritamente relacionada aos cursos d'água, como é necessariamente o caso do movimento dos imaturos. Hipotetizo que as formas de dispersão dos adultos (distância de movimento da fêmea (voando) antes da oviposição e vigor de voo) apresente efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros em todas as escalas e, adicionalmente, espero que este efeito aumente com o aumento da escala de estudo.

iv) Assumindo a premissa de que: i) o número de propágulos lançados por um determinado táxon está positivamente relacionado á sua abundância média local e que, ii) a chance de um determinado táxon colonizar mais locais está positivamente relacionado ao número de propágulos lançados pelo mesmo. Eu espero que a abundância média local dos gêneros apresente efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros. Complementarmente, devido a abundância de um táxon apresentar, de modo geral, uma distribuição normal ao longo de sua área de distribuição (Gaston 2000), espero que o efeito da abundância média local apresente relação positiva com o aumento da escala de estudo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Neste trabalho, utilizei dois conjuntos de dados, um com coletas em escala regional e outro em escala continental provenientes de coletas por todo o território dos Estados Unidos da

América (EUA).

Conjunto de Dados US-GSMNP

O primeiro conjunto de dados consiste em registros de abundância de insetos aquáticos (imaturos e adultos) das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (EPT) coletados no *Great Smoky Mountains National Park* (GSMNP; 35,68° N; 83,53° W) desde a década de 80 até hoje. O GSMNP está localizado nos EUA na fronteira entre os estados da Carolina do Norte e Tennessee. O GSMNP tem uma área de 221.224 ha e 3.404,36 km de riachos divididos em 45 bacias hidrográficas (Parker & Pipes 1990). Os principais métodos de coleta dos insetos consistiram em coleta manual, armadilha luminosa e *Malaise* para os adultos e coleta manual e puçá para os imaturos.

O conjunto de dados é uma pequena parte do *All Taxa Biodiversity Inventory Database* (*ATBI Database*; http://tremont22.campus.utk.edu/ATBI_start.cfm). Mais detalhes sobre os métodos de coleta, duração, descrições gerais e protocolos dos 13 projetos utilizados para este conjunto de dados podem ser obtidos em: http://www.dlia.org/sites/default/files/Projects_All.pdf.

Como os dados deste conjunto foram obtidos por vários projetos e, conseqüentemente, foram coletados por vários pesquisadores em diversos anos, considerei como um único ponto de coleta todos os pontos que estivessem a menos de 100 m de distância entre si. Esse procedimento foi necessário devido à i) baixa acurácia nos aparelhos de posicionamento geográfico global, ii) diferença entre aparelhos no número de casas decimais das coordenadas geográficas e, iii) omissão de casas decimais no momento da tabulação dos dados.

Conjunto de Dados US-EPA

O segundo conjunto de dados consiste em registros de abundância de imaturos de EPT, coletados nos anos 2004 e 2005 pela *Environmental Protection Agency* (EPA) em 1.392 riachos aleatoriamente distribuídos por todo o território dos EUA. Em todos os riachos utilizou-se o mesmo método de coleta padronizado que consiste em dividir um trecho do riacho em 11 transectos e em cada um amostrar uma área de aproximadamente 0,09 m² durante 30 segundos utilizando-se uma rede “*Kick*” com 0,5 mm de malha. Os transectos foram divididos no riacho de modo que todos os ambientes (*i.e.*, corredeiras e remansos) e o maior número de táxons fossem amostrados. Em cada riacho, aproximadamente 500 indivíduos dos mais variados grupos taxonômicos foram separados e identificados quando possível ao nível de gênero. No entanto, devido ao objetivo deste trabalho utilizei apenas os indivíduos das ordens EPT identificados ao nível de gênero. O conjunto de dados completo, bem como informações adicionais sobre métodos de coleta e identificação encontram-se disponíveis em: <http://water.epa.gov/type/rsl/monitoring/streamsurvey/index.cfm>.

Escalas espaciais

Utilizei 21 escalas espaciais. A primeira escala espacial consistiu na escala de bacia, na qual utilizei apenas o conjunto US-GSMNP. Estas bacias apresentam área média de 73,6 km² o equivalente a aproximadamente 8,6 km de lado (mínimo=11,6, máximo=197,7 km²) (Parker & Pipes 1990). Para as demais escalas espaciais utilizei o conjunto US-WSA que foi dividido em 20 diferentes grades com quadrículas de 50 km até 1000 km de lado com intervalos de 50 km.

Deste ponto em diante, o conjunto de pontos de coleta delimitados pelos limites de uma bacia ou o conjunto de locais pertencentes a uma quadrícula serão denominadas célula. Para todas escalas, células com menos de cinco pontos de coleta e menos de cinco espécies foram excluídas das análises.

Atributos dos gêneros

As variáveis explanatórias da proporção de locais ocupados pelos gêneros em cada célula foram: abundância média local do gênero (*ABUND*; variável contínua), que está relacionada ao potencial de colonização do gênero, definida como sendo:

$$ABUND = \log ((At / n) + 1) \quad \text{Eq.1}$$

onde:

At é abundância total de um determinado gênero na célula;

n número de locais ocupados pelo gênero na célula.

e mais quatro atributos (variáveis categóricas ordenadas) selecionados por serem relacionados à dispersão de adultos (Malmqvist 2000; Hoffsten 2004; Rundle et al. 2007) e imaturos (Müller 1982; Williams & Feltmate 1992; Allan 1995; Macneale et al. 2005). Os atributos selecionados foram: i) DRIFT – Frequência de ocorrência na deriva (três níveis: 1 = acidental, 2 = comum típico e 3 = dominante); ii) NADO – Habilidade de natação (três níveis: 1 = ausente; 2 = fraco; e 3 = forte); iii) DIST – Distância de movimento da fêmea (voando) antes da oviposição (dois níveis: 1 = baixa [< 1 km]; e 2 = alta [> 1 km]); iv) e VOO – Vigor de voo (dois níveis: 1 = fraco [e.g. não consegue voar contra uma leve brisa]; e 2 = forte). Para modelar o efeito da abundância média sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros, todos os gêneros foram considerados. Entretanto, somente os gêneros contendo atributos relacionados à habilidade de dispersão (Poff et al. 2006) foram utilizados para modelar o efeito dos atributos sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros.

Análise de Dados

Para cada célula calculei o tamanho do efeito de cada variável explanatória sobre a proporção de locais ocupados pelos gêneros da seguinte forma: i) calculei a proporção de locais ocupados pelo gênero dividindo o número de locais que o gênero ocupa na célula pelo número total de locais amostrados na célula, ii) modelei a proporção de locais ocupados pelos gêneros em função de uma variável explanatória (abundância ou atributos relacionados á dispersão) utilizando um modelo linear generalizado (*Generalized Linear Model*; GLM) com distribuição binomial e deste modelo extraí o coeficiente de inclinação do modelo observado (b), iii) construí um cenário nulo no qual os gêneros mantinham a proporção de ocupação observada e aleatorizei os valores dos atributos entre os gêneros (variável explanatória), iv) modelei a proporção de ocupação em função da variável explanatória aleatorizada utilizando um GLM com distribuição binomial e obtive um valor de coeficiente de inclinação do modelo aleatorizado (br), v) repeti todo o processo de aleatorização 999 vezes para cada célula e obtive a média (mbr) e o desvio padrão (sdb) dos 999 valores do coeficiente de inclinação do modelo aleatorizado (br).

O tamanho do efeito (Es) da variável explanatória sobre a frequência de locais ocupados pelos gêneros em cada unidade amostral, foi calculado utilizando a seguinte equação:

$$Es = (b - mbr) / sdb \quad \text{Eq.2}$$

Onde:

b - coeficiente de inclinação observado;

mbr - média dos 999 valores do coeficiente de inclinação aleatorizados;

sdb - desvio padrão dos 999 valores do coeficiente de inclinação aleatorizados.

A partir do processo descrito acima, um valor de tamanho do efeito foi calculado para cada

célula, em cada uma das 21 escalas, para cada uma das variáveis explanatórias (ABUND, DRIFT, NADO, DISP, VOO) e para cada ordem de insetos aquáticos. Valores positivos de tamanho de efeito indicam efeito positivo da variável explanatória sobre a proporção de ocupação dos gêneros, valores negativos indicam o contrário. Valores de tamanho de efeito próximos de zero indicam ausência de efeito. Utilizei intervalo de confiança (IC) ao nível de 95% para avaliar se os tamanhos de efeito dos atributos são diferentes do que seria esperado ao acaso (tamanho de efeito igual a zero).

Utilizei um modelo linear ponderado para avaliar se o tamanho do efeito de cada um dos atributos muda em função da escala espacial. Diferentemente do modelo linear comum, o modelo ponderado usa pesos associados às observações, de acordo com alguma variável de interesse. Em geral, este peso é usado para estimativa dos parâmetros finais, onde os valores de peso indicam o quão precisa é cada observação. A riqueza de gêneros foi utilizada como ponderador do modelo, pois unidades amostrais mais ricas apresentam resultados mais confiáveis. Isto se dá, devido ao tamanho do efeito dos atributos ser calculado em cada célula em função dos gêneros, portanto, quadrículas com maior número de gêneros apresentam uma estimativa mais confiável do universo amostral.

Adicionalmente ao modelo linear ponderado pela riqueza gerei modelos utilizando o i) número de locais amostrados dentro da unidade amostral como ponderador e ii) um modelo sem ponderação. Os resultados de todos os modelos foram bastante similares. Portanto, optei por apresentar apenas os resultados do modelo linear ponderado pela riqueza de gêneros. Todas as análises descritas acima foram desenvolvidas em ambiente de programação R (R Core Team 2012).

Para avaliar a robustez dos resultados deste trabalho, utilizei um terceiro conjunto de

dados independente (US-GBIF), que consiste em registros de presença de EPT para todo o território dos EUA. Para o US-GBIF utilizei as mesmas rotinas de análises descritas anteriormente. Para mais detalhes sobre este conjunto de dados veja o Anexo A. Devido à falta de um conjunto independente para análise ao nível de bacia e pelos dados do US-GBIF serem apenas de presença, para este conjunto não existe resultado tanto ao nível de bacia como para o atributo ABUND.

RESULTADOS

No total foram analisados 48.186 registros de ocorrências, coletados em 1.999 locais para as três ordens de insetos em todas as escalas (conjunto de dados US-EPA e US-GSMNP; Tab. 1). O tamanho do efeito dos atributos relacionados à dispersão de adultos (DIST e VOO) não foram calculados para a ordem Ephemeroptera, pois os gêneros estavam classificados em um único nível de cada atributo.

O atributo ABUND apresentou forte efeito positivo sobre a proporção de ocupação dos gêneros em todas as escalas espaciais, para todas as ordens de insetos estudadas (Fig. 1). No entanto, os efeitos dos demais atributos foi bastante variável entre as ordens e entre os atributos (Fig. 1). Dentre os atributos relacionados à dispersão dos imaturos, o DRIFT apresentou efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados para os gêneros de todas as ordens estudadas (Fig. 1). Por outro lado o atributo NADO não apresentou efeito consistente sobre a proporção de ocupação de nenhuma das ordens estudadas (Fig. 1). Nos casos em que o intervalo de confiança da média do tamanho do efeito do atributo NADO não englobou o valor de zero, a magnitude do efeito deste atributo foi bastante reduzida (Fig. 1). Os atributos relacionados ao movimento do adulto, DIST e VOO apresentaram efeito positivo apenas

sobre a proporção de locais ocupados por gêneros da ordem Trichoptera (Fig. 1). Por outro lado, com exceção do atributo VOO na escala de bacia (onde o intervalo de confiança do tamanho do efeito não incluiu o valor "Zero"; Fig. 1), para Plecoptera os intervalos de confiança da média do tamanho de efeito, de DIST e VOO não apresentaram efeito sobre a proporção de locais que os gêneros desta ordem ocupam (Fig. 1).

Com relação ao efeito da mudança da escala de estudo, o tamanho do efeito do atributo ABUND apresentou relação positiva com o aumento da escala estudada para as ordens Ephemeroptera e Trichoptera (Fig. 1), no entanto para a ordem Plecoptera o tamanho do efeito deste atributo não apresentou relação com a mudança da escala espacial (Fig. 1). Dentre os atributos relacionados ao movimento dos imaturos, o DRIFT apresentou relação positiva com o aumento da escala de estudo para as ordens Ephemeroptera e Trichoptera (Fig. 1), enquanto que para Plecoptera, embora o tamanho do efeito do DRIFT tenha influenciado positivamente a proporção de locais que os gêneros desta ordem ocupam, o efeito deste atributo não apresentou relação com a mudança da escala (Fig. 1). Já, o tamanho do efeito do atributo NADO não foi influenciado pela mudança da escala, pois o modelo da relação entre o tamanho do efeito deste atributo e a escala apresentou baixos valores de coeficiente de determinação (r^2 ; Fig. 1). Além disso, este efeito foi bastante consistente entre as três ordens estudadas. Por fim, o tamanho do efeito dos atributos relacionados a dispersão dos adultos (DIST e VOO) apresentaram relação positiva com o aumento da escala de estudo apenas para a ordem Trichoptera (Fig. 1). Os resultados do conjunto de dados US-GBIF (Anexo A) foram bastante consistentes com os apresentados acima (Fig. A1).

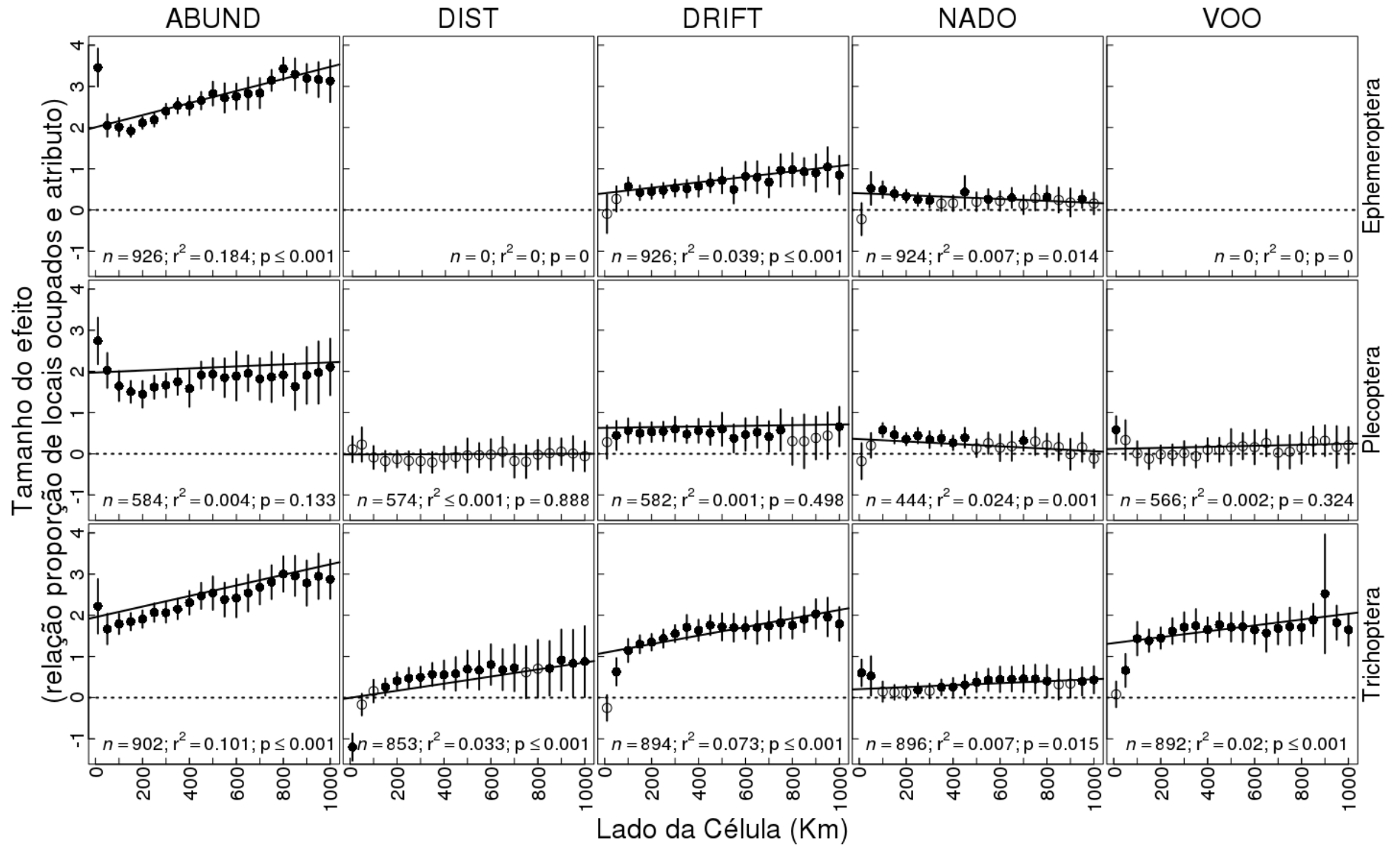


Figura 1 – Modelo linear ponderado observado (linha contínua) para a relação entre o tamanho do efeito padronizado e escala espacial com seus respectivos números de células incluídas no modelo (n), coeficiente de determinação (r^2) e p-valor (p). Os resultados para Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera estão dispostos de cima para baixo, respectivamente. A linha tracejada indica a expectativa do tamanho do efeito na ausência de relação com as variáveis explanatórias de proporção de ocupação. Os pontos indicam a média de tamanho de efeito observado para cada escala espacial, pontos fechados indicam os valores médios cujo IC não inclui zero e as barras sobre os pontos indicam o IC ao nível de 95%.

Tabela 1 – Número de indivíduos, riqueza de gêneros, riqueza de gêneros com atributos publicados (Poff et al. 2006) e número de locais analisados para cada conjunto de dados e para cada ordem de insetos usados nas análises.

| Conjunto | Ordem | Indivíduos | Gêneros | Atributos | Locais |
|----------|---------------|--------------|------------|------------|-------------|
| US-EPA | Ephemeroptera | 10042 | 66 | 53 | 1547 |
| | Plecoptera | 4712 | 63 | 56 | 912 |
| | Trichoptera | 9285 | 106 | 73 | 1479 |
| | Total | 24039 | 235 | 182 | 1606 |
| US-GSMNP | Ephemeroptera | 6620 | 45 | 35 | 203 |
| | Plecoptera | 5595 | 49 | 39 | 273 |
| | Trichoptera | 11932 | 66 | 46 | 378 |
| | Total | 24147 | 160 | 120 | 393 |

DISCUSSÃO

Corroborando a hipótese inicial, a abundância média local (ABUND) apresentou relação positiva com a proporção de ocupação para as três ordens de insetos estudadas. Além disso, a abundância média local foi positivamente relacionada com a escala de estudo para Trichoptera e Ephemeroptera. Estes resultados observados reforçam a relação entre abundância e ocupação que vem sendo observada para os mais distintos grupos de organismos (Gaston 1996, 2000; Gaston et al. 1997; Gonzalez et al. 1998), inclusive insetos aquáticos (Heino 2005; Siqueira et al. 2009; Verberk et al. 2010). Adicionalmente, a relação positiva entre abundância média local e proporção de locais ocupados da suporte à ideia de que espécies com maior número de propágulos conseguem aumentar as taxas de migração, mantendo populações até mesmo em locais onde os fatores abióticos e bióticos não são ótimos. Além disso, essa dinâmica aumenta o efeito resgate baseado em abundância (Gaston 2000) aumentando a proporção de locais que uma espécie ocupa. Ainda, assim como é sugerido na literatura (Gaston et al. 1997; Gaston 2000), os resultados para escalas mais amplas (que podem representar a amplitude total da distribuição de vários dos gêneros incluídos nas análises), sugerem que exista uma tendência de táxons com maiores abundâncias locais também apresentarem, em média, áreas de distribuição maiores.

Os demais atributos tiveram efeitos distintos entre os grupos taxonômicos estudados, fazendo com que apenas algumas das hipóteses fossem corroboradas. De todas as hipóteses a respeito da habilidade de dispersão, apenas o DRIFT (para todas as ordens) e as formas de dispersão dos adultos (para Trichoptera) apresentaram efeito positivo sobre a proporção de ocupação dos gêneros. Entretanto, mesmo não corroborando a maioria das hipóteses, os resultados observados foram, de certo modo, bastante coerentes entre os conjuntos de dados

independentes.

A hipótese de que os atributos relacionados ao movimento dos adultos tem efeito positivo sobre a proporção de ocupação pelos gêneros, e que o tamanho do efeito aumenta com aumento da escala espacial, foi corroborada apenas para a ordem Trichoptera. No entanto, em células iguais ou menores que 100 km de lado, o tamanho do efeito deste atributo apresentou relação nula ou fraca com a proporção de locais ocupados pelos gêneros. Esses resultados sugerem que para escalas maiores, a habilidade de dispersão do adulto pode ser um fator que limita o número de locais que os gêneros de Trichoptera ocupam, enquanto a distribuição de Ephemeroptera e Plecoptera em todas as escalas e a de Trichoptera em escalas menores aparentemente não é limitada pelos atributos relacionados à habilidade de dispersão do adulto. Adicionalmente, os resultados sugerem que outras variáveis podem ser responsáveis pela distribuição desses táxons nas escalas acima referidas.

A hipótese de que atributos relacionados à dispersão dos imaturos têm efeito positivo sobre a proporção de locais ocupados pelo gêneros foi corroborada para o atributo DRIFT (ocorrência na deriva) para as três ordens estudadas. A ocorrência na deriva, que está relacionada à dispersão dos imaturos seguindo o fluxo do riacho, apresentou um forte efeito sobre a proporção de ocupação dos gêneros das três ordens em todas as escalas. Complementarmente, o tamanho do efeito deste atributo aumentou com o aumento da escala para as ordens Ephemeroptera e Trichoptera. Estes resultados sugerem que tanto as formas de dispersão dos adultos para Trichoptera quanto das larvas para todas as ordens apresentam um forte efeito sobre a distribuição dos gêneros. Neste sentido, Landeiro et al. (2011) mostram que ambas as formas de dispersão parecem ser importantes para explicar a distribuição das espécies de tricópteros.

Em relação à habilidade de dispersão dos adultos de Plecoptera, é sugerido que esta ordem apresenta limitada habilidade de dispersão nos adultos (Williams & Feltmate 1992). Macneale et al. (2005) não encontraram correlação entre a distância de dispersão e os atributos normalmente utilizados como substitutos para a habilidade de dispersão do adulto (i.e., tamanho do corpo, tamanho da cabeça e tamanho da asa) e de modo complementar, demonstraram experimentalmente que o voo dos adultos ocorre preferencialmente rio acima a partir do ponto de onde o adulto emergiu (Macneale et al. 2005). Estes autores sugerem que a dispersão ativa da ordem Plecoptera acontece a distâncias curtas (Macneale et al. 2005) e seguindo a predição da hipótese do ciclo de colonização (no qual as larvas se dispersam via deriva e os adultos sobem o riacho em busca de um local para ovipor; Müller 1982) como o efeito do DRIFT aqui observado sugere que a maior parte da dispersão dos gêneros se dá ainda na fase larval, seguindo o fluxo do riacho.

No entanto, é sugerido que apenas o movimento de indivíduos predito pela teoria do ciclo de colonização não seja suficiente para manter populações viáveis (Anholt 1995). Deste modo, é possível que outras variáveis também sejam importantes para explicar a distribuição de Plecoptera. Por exemplo, existe a sugestão de que o vento possa ajudar na dispersão de indivíduos entre locais e na colonização de novos locais a grandes distâncias (Briers et al. 2004; Yasick et al. 2007). Entretanto o vento por si só possivelmente não seja o determinante para a distribuição dos gêneros de Plecoptera (Briers et al. 2004; Yasick et al. 2007) pois a ordem Plecoptera é altamente sensível a condições ambientais. De fato, a ordem Plecoptera é fortemente limitada por condições ambientais como temperatura (Williams & Feltmate 1992; Fochetti & Tierno de Figueroa 2008) e qualidade da água (Williams & Feltmate 1992), sendo que estas limitações fisiológicas podem ter um efeito de filtro sobre a habilidade de dispersão

deste grupo.

Para os gêneros da ordem Ephemeroptera é possível que outras características podem ser importantes para explicar a distribuição desta ordem. É sugerido que o tempo de vida possa apresentar influencia sobre a habilidade de dispersão de algumas ordens de insetos aquáticos (Sode & Wiberg-Larsen 1993; Verberk et al. 2010) e os indivíduos da ordem Ephemeroptera apresentam um tempo de vida bastante curto, variando de algumas horas até alguns poucos dias. O tempo de vida da ordem Ephemeroptera poderia limitar o tempo para dispersão, pois, espera-se que o tempo de vida apresente relação positiva com a distância que os indivíduos de uma espécie consigam se movimentar. Ainda, a habilidade de dispersão de Ephemeroptera parece ser bastante limitada nos adultos, pois existem poucos registros desta ordem em ilhas ou em montanhas isoladas (Williams & Feltmate 1992). Adicionalmente, é possível que a distribuição desta ordem também seja limitada por variáveis ambientais, dado que esta ordem responde bem a condições do ambiente (Williams & Feltmate 1992) e é amplamente utilizada com indicadora de qualidade ambiental.

Este é o primeiro estudo que usa a habilidade de dispersão de adultos e imaturos como preditor da distribuição de insetos aquáticos em escala continental. Estudos relacionando a habilidade de dispersão com a distribuição das ordens aqui estudadas são raros, principalmente, devido à dificuldade em estimar a habilidade de dispersão para estes grupos. O pouco conhecimento que se tem até o momento vem de algumas evidências empíricas correlacionando distribuição com atributos relacionados ao movimento do adulto (Malmqvist 2000; Hoffsten 2004) e abundância (Heino 2005; Siqueira et al. 2009; Verberk et al. 2010). Entretanto, este conhecimento se limita ao uso de uma única escala espacial, ao uso de poucos grupos taxonômicos ou a poucos atributos relacionados à dispersão/colonização. O

surpreendente é que apesar da importância da dispersão na estruturação das populações e da comunidade, pouco se sabe sobre a extensão, mecanismos e taxas de dispersão de invertebrados de água doce (Bilton et al. 2001).

Por outro lado, mesmo com o conhecimento da importância da multiplicidade de escalas para o entendimento de padrões e processos ecológicos, apenas nas últimas décadas tem se atentado para a importância do efeito da escala de estudo, talvez por conta do recente avanço da computação na área na ecologia. Este trabalho usou esta abordagem e os resultados demonstram que a abundância média local é um bom preditor para a proporção de locais que um táxon ocupa e de forma geral seu efeito aumenta em função do aumento da escala de estudo. Neste sentido, outras generalizações podem ser feitas, como a de que táxons de insetos aquáticos que derivam mais frequentemente também podem ocupar uma proporção maior de locais. Deste modo concluo que a escala apresenta um forte efeito sobre a relação entre variável preditora e variável resposta.

BIBLIOGRAFIA

- Allan, D.J. (1995). *Stream ecology: Structure and function of running waters*. 1st edn. Chapman & Hall, London.
- Anholt, B.R. (1995). Density dependence resolves the stream drift paradox. *Ecology*, 76, 2235–2239.
- Barber-James, H.M., Gattolliat, J.-L., Sartori, M. & Hubbard, M.D. (2008). Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 339–350.
- Beck, J. & Kitching, I.J. (2007). Correlates of range size and dispersal ability: a comparative analysis of sphingid moths from the Indo-Australian tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 341–349.
- Bilton, D.T., Freeland, J.R., Okamura, B. & Freeland, R. (2001). Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 159–181.

- Böhning-Gaese, K., Caprano, T., Van Ewijk, K. & Veith, M. (2006). Range size: disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors. *The American Naturalist*, 167, 555–67.
- Bohonak, A.J. & Jenkins, D.G. (2003). Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters*, 6, 783–796.
- Boyero, L. & Bosch, J. (2004). The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hydrobiologia*, 524, 125–132.
- Briers, R.A., Gee, J.H.R., Cariss, H.M. & Geoghegan, R. (2004). Inter-population dispersal by adult stoneflies detected by stable isotope enrichment. *Freshwater Biology*, 49, 425–431.
- Brown, J.H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445–449.
- Cain, M., Damman, H. & Muir, A. (1998). Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, 68, 325–347.
- Clark, J., Macklin, E. & Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, 68, 213–235.
- Diniz-Filho, J.A.F., De Marco Jr, P. & Hawkins, B.A. (2010). Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*, 3, 172–179.
- Fochetti, R. & Tierno de Figueroa, J.M. (2008). Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 365–377.
- Gaston, K.J. (1996). The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship. *Oikos*, 76, 211–220.
- Gaston, K.J. (2000). *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science Ltd, Malden, MA, USA.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. & Lawton, J.H. (1997). Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 66, 579–601.
- Gonzalez, A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M. & Evans-Freke, I. (1998). Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, 281, 2045–2047.

- Gouveia, S.F., Hortal, J., Cassemiro, F.A.S., Rangel, T.F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2013). Nonstationary effects of productivity, seasonality, and historical climate changes on global amphibian diversity. *Ecography*, 36, 104–113.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Heino, J. (2005). Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or niche position? *Ecography*, 28, 345–354.
- Heino, J. (2009). Biodiversity of aquatic Insects: Spatial gradients and environmental correlates of assemblage-level measures at large scales. *Freshwater Reviews*, 2, 1–29.
- Heino, J. (2011). A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology*, 56, 1703–1722.
- Hoffsten, P.-O. (2004). Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology*, 49, 810–817.
- Holzenthal, R., Blahnik, R., Prather, A. & Kjer, K. (2007). Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa*, 698, 639–698.
- Hortal, J., Roura-Pascual, N., Sanders, N.J. & Rahbek, C. (2010). Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*, 33, 51–53.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- 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.
- Macneale, K.H., Peckarsky, B.L. & Likens, G.E. (2005). Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biology*, 50, 1117–1130.
- Malmqvist, B. (2000). How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation*, 93, 271–276.
- Mech, S.G. & Zollner, P.A. (2002). Using body size to predict perceptual range. *Oikos*, 98, 47–52.
- Moor, F.C. & Ivanov, V.D. (2008). Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 393–407.

- Müller, K. (1982). The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia*, 52, 202–207.
- Parker, C.R. & Pipes, D.W. (1990). *Watersheds of Great Smoky Mountains National Park: a geographical information system analysis*. 1st edn. US Department of the Interior, National Park Service, Atlanta, Georgia.
- Poff, N.L., Olden, J.D., Vieira, N.K.M., Finn, D.S., Simmons, M.P. & Kondratieff, B.C. (2006). Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 730–755.
- Pulliam, H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361.
- R Core Team. (2012). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rahbek, C. (2004). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4534–9.
- Rundle, S.D., Bilton, D.T., Abbott, J.C. & Foggo, A. (2007). Range size in North American *Enallagma* damselflies correlates with wing size. *Freshwater Biology*, 52, 471–477.
- Siqueira, T., Bini, L.M., Cianciaruso, M.V., Roque, F.O. & Trivinho-Strixino, S. (2009). The role of niche measures in explaining the abundance–distribution relationship in tropical lotic chironomids. *Hydrobiologia*, 636, 163–172.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
- Sode, A. & Wiberg-Larsen, P. (1993). Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biology*, 30, 439–446.
- Svenning, J.-C. & Skov, F. (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7, 565–573.
- Verberk, W.C.E.P., Van der Velde, G. & Esselink, H. (2010). Explaining abundance-occupancy relationships in specialists and generalists: a case study on aquatic macroinvertebrates in standing waters. *The Journal of Animal Ecology*, 79, 589–601.
- Williams, D.D. & Feltmate, B.W. (1992). *Aquatic Insects*. 1st edn. CAB International, Wallingford.

Wu, J. & Loucks, O. (1995). From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 70, 439–466.

Yasick, A.L., Krebs, R.A. & Wolin, J.A. (2007). The effect of dispersal ability in winter and summer stoneflies on their genetic differentiation. *Ecological Entomology*, 32, 399–404.

ANEXO A

Conjunto de Dados US-GBIF

Este conjunto de dados consiste da compilação de todos os dados de ocorrência georreferenciadas de gêneros e espécies das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera, registradas para o território dos EUA, disponíveis no *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF; <http://www.gbif.org/>). Atualmente o GBIF armazena informações de mais de 380 milhões de registros de ocorrências (acesso em 18 de fevereiro de 2013), para as mais variadas formas de vida em todo o mundo. Para a compilação deste conjunto de dados, listei todos os gêneros de EPT com registros de ocorrência no GBIF no mundo todo. Em seguida, baixei arquivo com registros de ocorrência dos gêneros em toda América do Norte. Por fim, filtrei apenas as ocorrências georreferenciadas pertencentes ao território dos EUA. A obtenção do conjunto de dados US-GBIF pela internet, gerenciamento bem como todas as rotinas descritas acima foram desenvolvidas no ambiente de programação R (R Core Team 2012). O demais métodos empregados para obtenção dos resultados, são os mesmo descritos para os conjuntos de dados US-GSMNP e US-EPA.

Resultados

No total foram analisados 60.196 registros de ocorrências, coletados em 8.550 locais para as três ordens de insetos em todas as escalas (conjunto de dados US-GBIF; Tab. A1). O tamanho

do efeito dos atributos relacionados à dispersão de adultos (DIST e VOO) não foram calculados para a ordem Ephemeroptera, pois os gêneros estavam classificados em um único nível de cada atributo. O tamanho do efeito da abundância média local (ABUND) não foi calculada pois os dados deste conjunto são apenas de presença. Os resultados observados para cada escala, bem como o modelo linear ponderado observado para a relação entre o tamanho do efeito padronizado e escala espacial são apresentados a Figura A1.

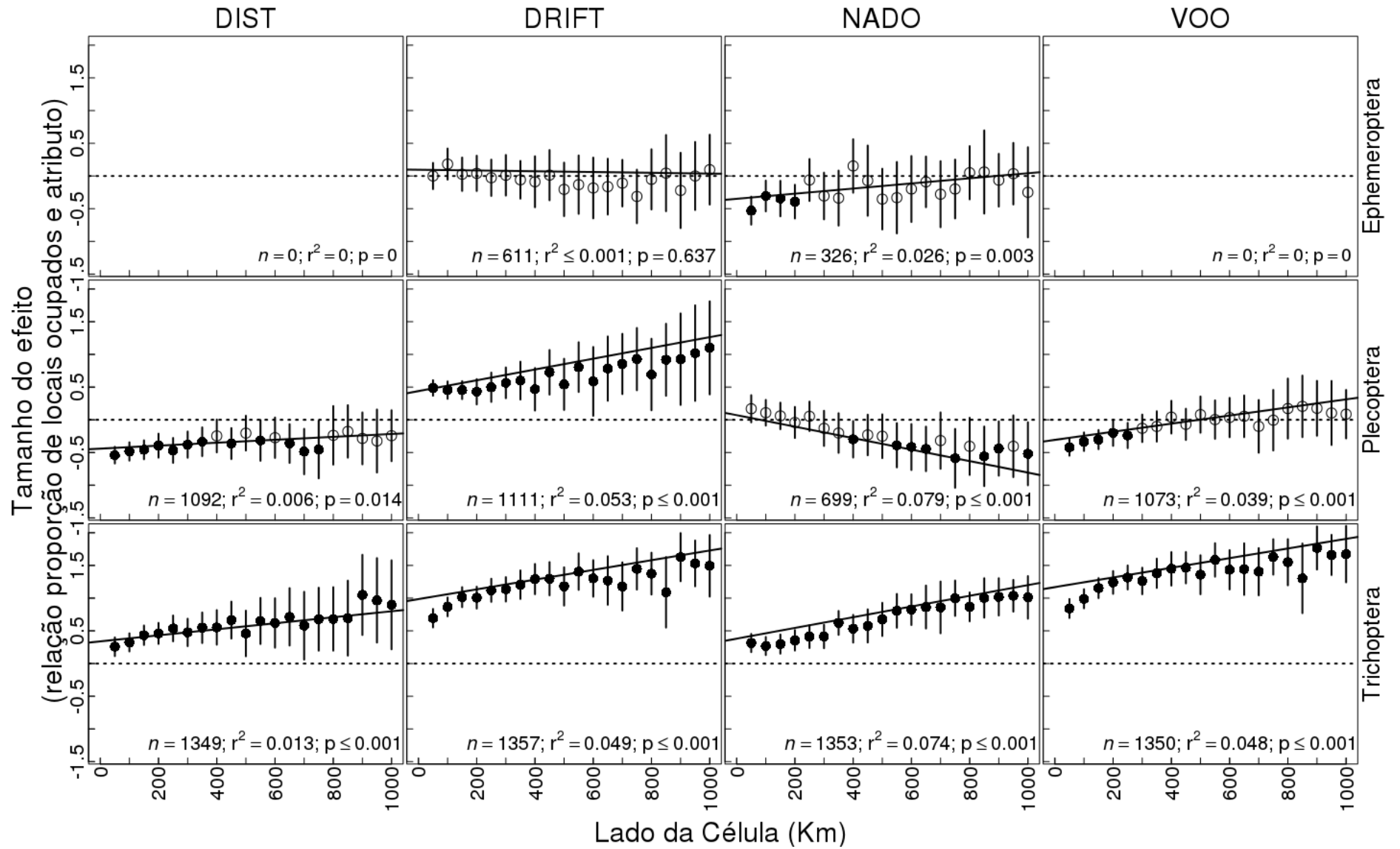


Figura A1 – Modelo linear ponderado observado (linha contínua) para a relação entre o tamanho do efeito padronizado e escala espacial com seus respectivos números de células incluídas no modelo (n), coeficiente de determinação (r^2) e p-valor (p). Os resultados para Ephemeroptera Plecoptera e Trichoptera estão dispostos de cima para baixo, respectivamente. A linha tracejada indica a expectativa do tamanho do efeito na ausência de relação com as variáveis explanatórias de proporção de ocupação. Os pontos indicam a média de tamanho de efeito observado para cada escala espacial, pontos fechados indicam os valores médios cujo IC não inclui zero e as barras sobre os pontos indicam o IC ao nível de 95%.

Tabela A1 – Registros de ocorrência, número total de gêneros, número de gêneros com os atributos publicados (Poff et al. 2006) e número de locais (Sítios) para para cada ordem de insetos usados nas análises.

| Conjunto | Ordem | Registros | Gêneros | Atributos | Sítios |
|----------|---------------|---------------|------------|------------|--------------|
| US-GBIF | Ephemeroptera | 9.539 | 40 | 33 | 1.647 |
| | Plecoptera | 21.423 | 86 | 73 | 4.713 |
| | Trichoptera | 29.234 | 148 | 80 | 4.280 |
| | Total | 60.196 | 274 | 186 | 8.550 |

Bibliografia

R Core Team. (2012). R: A Language and Environment for Statistical Computing.

CAPÍTULO II

**RESPOSTA DA DIVERSIDADE BETA A VARIÁVEIS FÍSICAS E QUÍMICAS EM COMUNIDADES DE
INSETOS AQUÁTICOS: A ESCALA ESPACIAL TEM EFEITO SOBRE O PODER PREDITIVO DESTAS
VARIÁVEIS?**

RESUMO

Diversidade beta pode ser definida como a variação na composição de espécies entre duas ou mais comunidades e a heterogeneidade ambiental pode ser um processo que gera diversidade beta entre locais. No entanto a heterogeneidade ambiental pode variar em função das variáveis utilizadas como medida de heterogeneidade ambiental e da escala na qual as variáveis foram medidas. Neste sentido, testei como a variação na composição da comunidade de insetos aquáticos é explicada por dois grupos de variáveis ambientais: i) variáveis físicas e ii) variáveis químicas e ainda, como o poder de explicação de cada grupo de variáveis muda em função da escala espacial de estudo. Devido ao fato destas variáveis terem comportamentos distintos em diferentes escalas espaciais, testei se: i) a proporção de variação na composição da comunidade explicada pelas variáveis químicas deve ser pequena em escala local pois as variáveis químicas apresentam baixa variabilidade em escalas locais, no entanto, seu efeito apresentará relação positiva com aumento da escala de estudo. Isto é esperado porque as variáveis químicas variam pouco em escala local e sua variabilidade aumenta com o aumento da escala espacial. ii) Para as variáveis físicas, que supostamente devem apresentar alta variabilidade em escala local, a proporção de variação na composição da comunidade explicada por este grupo de variáveis será grande em escalas menores, mas seu efeito apresentará relação negativa com o aumento da escala espacial. Como resultado, observei que ambos os grupos de variáveis não foram importantes para explicar a a variação na composição da comunidade, deste modo, nenhuma das hipóteses iniciais foram corroboradas. A partir dos resultados observados, sugiro que outras variáveis podem ter maior importância para explicar a variação na composição das comunidades nas escalas estudadas. Uma possibilidade é que nestas escalas, as variáveis ambientais podem ter o efeito tamponado pela habilidade de

dispersão das espécies. Ainda, sugere-se que o efeito de massa ou atributos dos táxons que aumentam sua chance de ocupar novos locais sejam mais importantes nas escalas aqui estudadas.

INTRODUÇÃO

Diversidade beta pode ser definida como a variação na composição de espécies entre duas ou mais comunidades (Anderson et al. 2011). Entretanto, este conceito possui várias outras interpretações (Tuomisto 2010a, 2010b; Anderson et al. 2011; Melo et al. 2011). A diversidade beta pode ser gerada a partir de respostas das espécies que compõem a comunidade à variáveis e processos ligados ao nicho (Melo et al. 2009; Chase 2010; Shimano et al. 2013), a limitação de dispersão das espécies que compõem as comunidades (Steinitz et al. 2006), ou por ambos (Thompson & Townsend 2006). Em comunidades compostas por espécies que apresentam requerimentos ecológicos similares, a simples limitação na habilidade de dispersão das espécies que compõem a comunidade pode levar ao aumento da diversidade beta entre os locais (Steinitz et al. 2006). Por outro lado, em comunidades onde as espécies respondem ao ambiente, pode haver alta diversidade beta em resposta à variação nas características ambientais entre os locais, mesmo se a dispersão não for um fator limitante (Melo et al. 2009; Chase 2010; Shimano et al. 2013).

Sistemas de riachos são altamente heterogêneos em relação a características abióticas (i.e. velocidade do fluxo, vazão, tipo de substrato, pH, condutividade) e sua fauna demonstra responder de forma muito acentuada a essas variáveis (Siqueira et al. 2009; Shimano et al. 2013). No entanto, dependendo do grupo de variáveis ambientais (i.e., físicas ou químicas) utilizadas como medida de heterogeneidade ambiental entre locais, pode-se obter valores de

heterogeneidade ambiental bastante distintos entre locais, devido a forma com que as diferentes variáveis variam ao longo do espaço (Allan 1995; Vinson & Hawkins 2003). Por exemplo, pode-se obter altos valores de dissimilaridade ambiental entre dois locais em um mesmo riacho quando utiliza-se variáveis físicas (i.e., tipo de substrato, velocidade de fluxo) como medida de heterogeneidade ambiental. Isto acontece pois em uma escala de alguns poucos metros podemos ter ambientes de corredeira e remanso em um mesmo riacho com tipo de substrato e velocidade de fluxo bastante distintos entre si. Por outro lado, pode-se encontrar apenas diferenças sutis ou nenhuma diferença entre esses dois ambientes, se as variáveis químicas (i.e., pH e condutividade) forem utilizadas como medida de heterogeneidade ambiental. Isso ocorre, pois em uma escala pequena as variáveis químicas variam em uma magnitude quase imperceptível (Allan 1995) e muitas delas podem apresentar alta auto correlação espacial (Peterson et al. 2006). Deste modo espera-se que em escala local, as variáveis físicas devem ser mais importantes para a distribuição da fauna de riachos do que as variáveis químicas.

Por outro lado, as mesmas variáveis apresentam comportamentos bem distintos em escala regional. As variáveis físicas podem apresentar alta variação em escala local (entre dois trechos em um mesmo riacho), entretanto, esta mesma estrutura de variação se mantém entre riachos de bacias hidrográficas distintas ou entre riachos em quaisquer regiões do planeta (Allan 1995; Vinson & Hawkins 2003). Deste modo em escalas maiores, a heterogeneidade ambiental entre dois riachos pode apresentar valores muito similares entre si quando se utiliza variáveis físicas como medida da heterogeneidade ambiental. Ao contrário das variáveis físicas, as variáveis químicas variam enormemente entre bacias, em diferentes elevações ou ao longo do espaço geográfico (Macan 1974; Allan 1995; Peterson et al. 2006). Isto por que

as variáveis químicas são estritamente relacionadas com a geologia, variáveis climáticas, precipitação, temperatura entre outros (Macan 1974; Allan 1995) e é possível que em escalas regionais a distribuição das espécies esteja mais relacionada às variáveis químicas do que às variáveis físicas.

Atualmente, pouco se conhece sobre a importância relativa de cada grupo de variáveis (Químicas vs. Físicas) para explicar a variação na composição das comunidades de riachos em diferentes escalas espaciais. No entanto, isto pode ser importante para que possamos entender como as comunidades respondem aos gradientes ambientais em múltiplas escalas espaciais, pois, baseando-se em um único tamanho de escala espacial, existe uma forte chance de generalizações infundadas. A explicação para isto é que em função da mudança da escala espacial a intensidade da relação entre a variável resposta e as preditoras podem variar (Rahbek & Graves 2001; Guisan & Thuiller 2005). Neste sentido, existem várias formas de se quantificar a importância exclusiva de cada grupo de variáveis para explicar a variação nas comunidades. Um exemplo são as análises multivariadas de dados “brutos” (*raw data approach*) (Legendre et al. 2005; Tuomisto & Ruokolainen 2006). As quais permitem testar e particionar a importância relativa de grupos de variáveis preditoras sobre a variação das variáveis resposta, como por exemplo, particionar a importância relativa das variáveis físicas e das químicas, para a estruturação da comunidade.

O objetivo deste trabalho foi investigar como a variação na composição das comunidades de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera está relacionada á dois grupos de variáveis ambientais: i) variáveis físicas e ii) variáveis químicas, em diferentes escalas espaciais. De forma complementar, testei como o poder de explicação de cada grupo de variáveis muda em função do tamanho da escala de estudo. Tendo em vistas as escalas de

variação dos dois grupos de variáveis, espero que:

i) a proporção da diversidade beta explicada pelas variáveis físicas será grande em escala local, mas diminuirá com o aumento da escala espacial. Esta relação é esperada devido as variáveis físicas apresentarem alta variação em escala local, e esta mesma estrutura de variação se repete entre locais em escalas maiores.

ii) a proporção da diversidade beta explicada por variáveis químicas será pequena em escala local, no entanto aumentará com o aumento da escala. Isto deve ocorrer, por que as variáveis químicas variam mais em escalas mais amplas sendo assim, estão são mais importantes em escalas maiores.

MATERIAL E MÉTODOS

Conjunto de dados

Utilizei um conjunto de dados em escala continental, coletado pela *United States Environmental Protection Agency* (US-EPA), disponível em <http://water.epa.gov/type/rsl/monitoring/streamsurvey/index.cfm>. O conjunto de dados foi coletado nos anos de 2004 e 2005 em 1.392 riachos distribuídos por todo o território dos Estados Unidos. Este conjunto de dados consiste em registros de abundância para os mais diversos grupos de invertebrados aquáticos, bem como registros das variáveis físicas e químicas de todos os riachos coletados.

Insetos aquáticos

Em todos os riachos utilizou-se o mesmo método de coleta, que consiste em dividir um trecho

do riacho em 11 transectos e em cada transecto amostrar uma área de aproximadamente 0,09 m² durante 30 segundos utilizando-se uma rede “*Kick*” com 0,5 mm de malha. Os transectos foram divididos no riacho de modo que todos os ambientes (i.e., corredeiras e remansos) e que o maior número de táxons fossem amostrados. Em cada riacho, aproximadamente 500 indivíduos dos mais variados grupos taxonômicos foram separados e identificados quando possível ao nível de gênero. No entanto, para este trabalho utilizei apenas os indivíduos das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (EPT). O conjunto de dados completo, bem como informações adicionais sobre métodos de coleta e identificação encontram-se disponíveis em: <http://water.epa.gov/type/rsl/monitoring/streamsurvey/index.cfm>.

Variáveis ambientais

Selecionei 10 variáveis ambientais para cada riacho, sendo cinco variáveis físicas: área da bacia (km²), cobertura por algas filamentosas ao longo do trecho amostrado (média de classes 0 - 4), cobertura por pedras ao longo do trecho amostrado (média de classes 0 - 4), cobertura por detritos vegetais ao longo do trecho amostrado (espessura > 0,3 mm, média de classes 0 - 4) e cobertura vegetal sobre o leito no trecho amostrado (utilizando densímetro esférico, 0 - 17); e cinco variáveis químicas: condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$ aos 25 °C), turbidez (NTU), H⁺ a partir de PHSTVL ($\mu\text{g L}^{-1}$), fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$) e nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$). Para obter informações adicionais sobre os métodos e medidas utilizados para obter estas variáveis veja em <http://water.epa.gov/type/rsl/monitoring/streamsurvey/index.cfm>. Estas variáveis foram selecionadas por influenciar na estruturação de comunidades de insetos aquáticos (Macan 1974; Williams & Feltmate 1992; Allan 1995; Boyero & Bosch 2004; Astorga et al. 2012).

Análises estatísticas

Neste estudo utilizei 20 escalas espaciais. Dividi o conjunto de dados em 20 grades com quadrículas variando de 50 km de lado até 1000 km de lado, com intervalos de 50 km. Foram excluídas das análises as quadrículas com menos de 12 riachos coletados e com cinco ou menos táxons presentes.

Para cada quadrícula, gerei uma matriz de composição de comunidades utilizando a abundância de cada gênero por riachos (**Y**), uma matriz com as cinco variáveis físicas (**X1**) e uma matriz com as cinco variáveis químicas (**X2**). Devido a matriz **Y** apresentar um grande número de zeros, esta foi transformada utilizando o método de *Hellinger* (Legendre & Gallagher 2001). As matrizes **X1** e **X2** não sofreram nenhuma transformação prévia. Usei um modelo baseado na Análise de Redundância parcial (pRDA) (Legendre et al. 2005; Tuomisto & Ruokolainen 2006; Legendre & Legendre 2012) para testar a influência de cada conjunto de variáveis abientais sobre variação na composição da comunidade. Para cada quadrícula obtive a proporção da variação na composição da comunidade **Y**: [a] explicada exclusivamente pela matriz **X1** (variáveis físicas); [b] proporção de explicação compartilhada entre **X1** e **X2** (variáveis físicas e químicas); [c] explicada exclusivamente pela matriz **X2** (variáveis químicas); e [d] a proporção de variação não explicada. Cada proporção de variação explicada ([a], [b] e [c]) é medida a partir do coeficiente de determinação ajustado (r^2_{adj}) do modelo. O mesmo procedimento foi repetido para todas as escalas gerando valores de [a], [b], [c] e [d] para cada uma das quadrículas.

Utilizei um modelo linear ponderado para avaliar se a proporção de explicação de cada grupo de variáveis muda em função do tamanho da escala espacial, conforme a predição inicial. Diferentemente do modelo linear comum, o modelo linear ponderado usa pesos

associados às observações, de acordo com alguma variável de interesse, Por exemplo, o peso pode ser usado para indicar o quão precisa é cada observação. Em outras palavras o modelo linear ponderado permite que os pesos associados às observações contribuam de forma diferente para a estimativa dos parâmetros.

O modelo de regressão, portanto, consistiu de proporção de variação explicada (variável resposta), escala espacial (variável explanatória) e número de riachos amostrados na quadrícula (ponderador). O número de riachos amostrados na quadrícula foi utilizado como ponderador pois quadrículas com maior número de coletas apresentam uma estimativa mais acurada e confiável (Fig. 1A-D). Todas as rotinas e análises estatísticas foram desenvolvidas em ambiente de programação R (R Core Team 2012).

RESULTADOS

Um total de 235 gêneros das ordens EPT coletados em 1335 riachos foram incluídos nas análises. Ao todo 459 quadrículas de todos os tamanhos cumpriram os pressupostos iniciais (mais de 11 riachos coletados e mais de cinco gêneros presentes). As quantidades de quadrículas em cada escala estudada variaram entre três e 43 quadrículas (Fig. 2A).

Valores de r^2_{adj} discrepantes (fora do intervalo 0-1) estiveram associados a quadrículas com baixo número de riachos amostrados (Fig. 1A-D), justificando assim o uso do número de riachos como ponderador do modelo de r^2_{adj} modelado em função do tamanho da quadrícula. Adicionalmente, valores discrepantes de r^2_{adj} também estiveram associados a quadrículas de 100-600 km de lado (Fig. 1E-H).

Devido as discrepâncias observadas nos valores de r^2_{adj} (Fig. 1A-D) refiz as análises excluindo as quadrículas com menos de 21 riachos amostrados (Fig. 1I-L). Este critério foi

utilizado pois quadrículas com menos de 21 riachos amostrados apresentam a maior parte dos valores de r^2_{adj} discrepantes (valores de r^2_{adj} fora do intervalo 0-1; Fig. 1A-D). A quantidade de quadrículas restantes em cada classe de tamanho após excluir as quadrículas com menos de 21 riachos amostrados variou entre duas e 28 quadrículas (Fig. 2B).

A proporção da variação na comunidade explicada exclusivamente pelas variáveis físicas [a] foi pequena e apresentou decaimento fraco com o aumento da escala de estudo para as análises sem (Fig. 1E; $r^2 = 0,027$; $n = 459$; $p < 0,001$) e com exclusão das quadrículas com menos de 21 riachos (Fig. 1I; $r^2 = 0,063$; $n = 313$; $p < 0,001$). Já a variação da comunidade explicada de forma compartilhada entre variáveis físicas e químicas [b] não apresentou relação com a mudança da escala de estudo sem exclusão (Fig. 1F; $r^2 = 0,005$; $n = 459$; $p = 0,940$) e com exclusão das quadrículas com menos de 21 riachos (Fig. 1J; $r^2 = 0,001$; $n = 313$; $p = 0,57$). A proporção da variação na comunidade explicada exclusivamente pelas variáveis químicas [c] foi pequena e seu efeito decaiu, de forma sutil, com o aumento da escala de estudo para as análises sem (Fig. 1G; $r^2 = 0,028$; $n = 459$; $p < 0,001$) e com exclusão das quadrículas com menos de 21 riachos (Fig. 1K; $r^2 = 0,035$; $n = 313$; $p < 0,001$). E por fim, a proporção de variação não explicada [d] foi grande e apresentou relação positiva com o aumento da escala espacial para as análises sem (Fig. 1H; $r^2 = 0,081$; $n = 459$; $p < 0,001$) e com exclusão das quadrículas com menos de 21 riachos (Fig. 1L; $r^2 = 0,118$; $n = 313$; $p < 0,001$). De modo geral, a exclusão de quadrículas com menos de 21 riachos (intervalo que contém a maior variação no valor de r^2_{adj}) não mudou os resultados gerais, apenas melhorou o ajuste da relação entre proporção de variação na comunidade explicada e a escala de estudo.

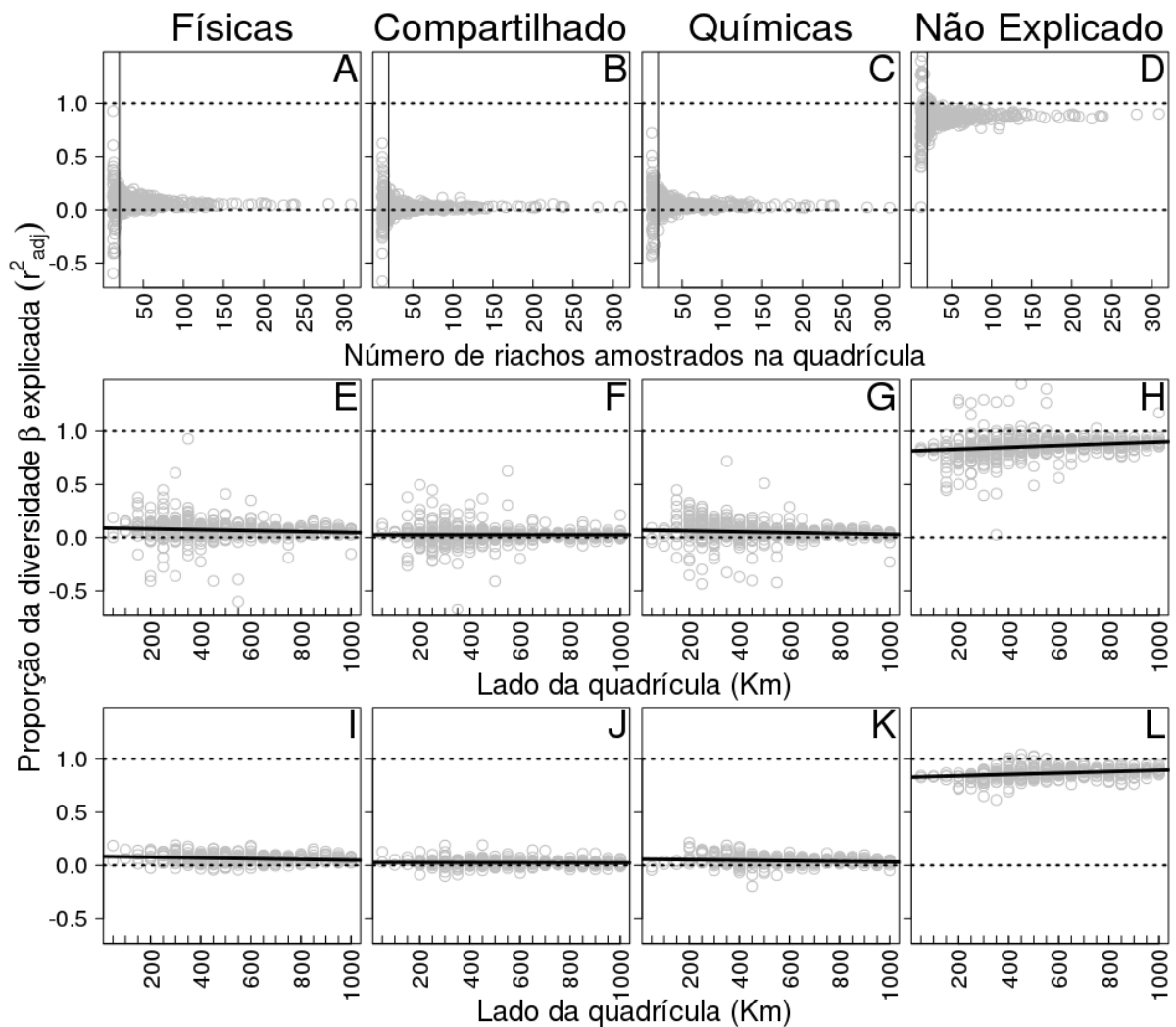


Figura 1 - Proporção da diversidade beta explicada exclusivamente pelas variáveis Físicas [a], compartilhada entre variáveis Físicas e Químicas [b], explicada exclusivamente pelas variáveis Químicas [c] e a proporção de variação não explicada [d]. Os valores de proporção de diversidade beta explicada são expressos em termos de r^2_{adj} , obtidos a partir da pRDA. As linhas pontilhadas representam os valores mínimos e máximos esperados para o r^2_{adj} . Os gráficos A-D demonstram a relação entre os valores de r^2_{adj} e o número de riachos dentro das quadrículas, a linha contínua na vertical indica o ponto de corte de 21 riachos. Os gráficos E-L demonstram a relação entre os valores de r^2_{adj} e tamanho da quadrícula (linha contínua). Os gráficos E-H apresentam os resultados para todas as quadrículas com 12 ou mais riachos amostrados. Os gráficos I-L apresentam resultados com quadrículas com 21 ou mais riachos amostrados.

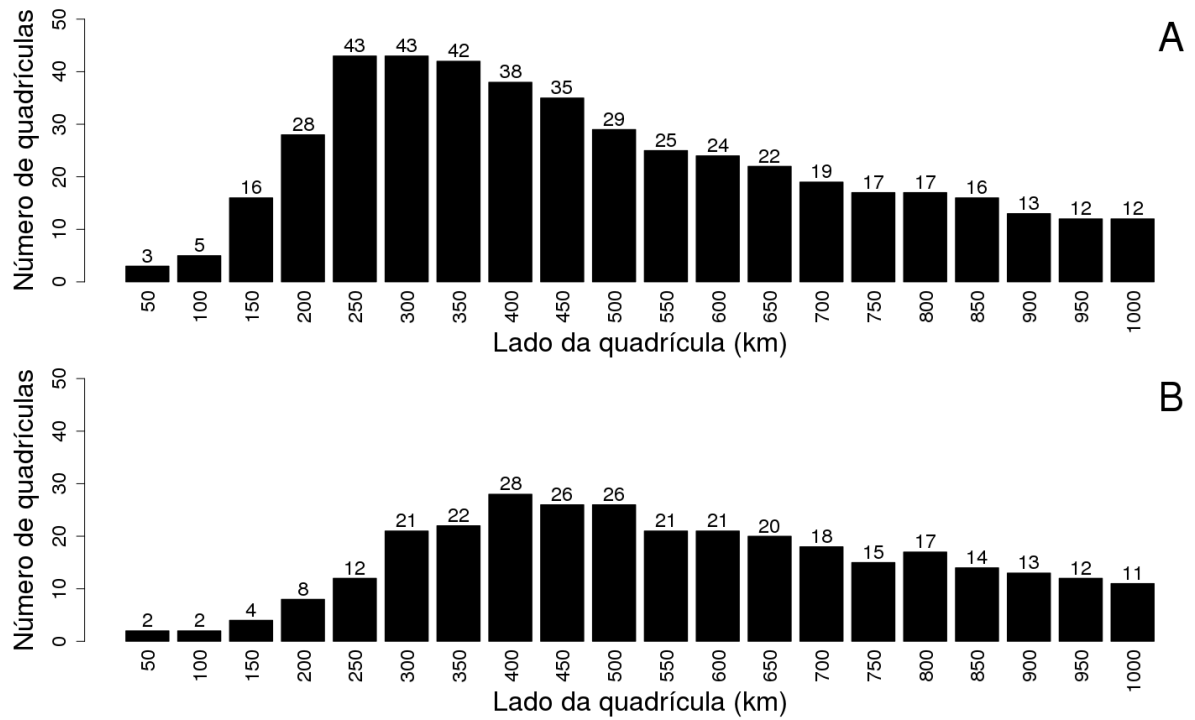


Figura 2 - Número de quadrículas (A) (total=459) para cada classe de tamanho de escala com 12 ou mais riachos amostrados. Número de quadrículas (B) (total=313) para cada classe de tamanho com 21 ou mais riachos amostrados.

DISCUSSÃO

De modo geral, a proporção da diversidade beta explicada exclusivamente pelas variáveis físicas e exclusivamente pelas variáveis químicas foi baixa e apresentou uma leve relação negativa com o aumento da escala de estudo. Mesmo que os resultados exibiram um p-valor significativo, estes apresentam um baixíssimo poder explicativo. Deste modo, as hipóteses propostas originalmente foram refutadas e, portanto, outros mecanismos podem ser mais relevantes para explicar a variação na composição das comunidades de insetos aquáticos para as escalas estudadas.

Sabe-se que a variabilidade nas características ambientais pode explicar a variação na composição de comunidades governadas por processos relacionados ao nicho, ou seja, a variação na composição da comunidade pode estar estritamente relacionada com a heterogeneidade ou variabilidade nas características ambientais (Heino & Mykrä 2008). Entretanto, esta suposição não parece ser válida para os grupos taxonômicos, nas escalas estudadas neste trabalho. Sabe-se que em sistemas de riachos a distribuição dos táxons é fortemente influenciada por características do ambiente, onde a distribuição de invertebrados, por exemplo, pode estar limitada por características ambientais na escala de alguns poucos centímetros, ao nível de uma pedra (Downes et al. 2000). No entanto, é provável que para as escalas utilizadas neste trabalho as características ambientais não apresentem mais efeito sobre a estrutura das comunidades de insetos aquáticos. Neste sentido, tem se observado que as características físicas do ambiente apresentam pouca importância para explicar a diversidade beta entre locais (Heino et al. 2013) para escalas acima do nível de riacho, especialmente em clima boreal.

Em cada riacho, os insetos foram coletados em 11 transectos ao longo do trecho amostrado. Assim como os insetos, algumas variáveis também foram medidas em cada um dos transectos, como, por exemplo, as variáveis físicas (i.e., cobertura por algas, pedras, detritos vegetais e cobertura vegetal sobre o leito no trecho amostrado), no entanto para este estudo utilizei apenas o valor médio (do 11 transectos) de cada variável para o riacho. Agora, pensando em uma espécie virtual, que só sobrevive em velocidade da água menor ou igual a $01 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, coletamos essa espécie em um determinado transecto do riacho e nele registramos a velocidade da água que está dentro do limite tolerado pela espécie. No entanto, coletamos mais 10 transectos com velocidade variando de 01 até $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ e nosso valor de velocidade para o riacho ficou em torno de $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, ou seja, de acordo com essa média a espécie não responde ao limite de tolerância de velocidade citado anteriormente. Deste modo, pode ser que alguns valores das variáveis não caracterizam o ambiente de forma correta.

Alternativamente, é sugerido que outros atributos dos táxons apresentem maior importância para a distribuição dos gêneros. Por exemplo, dependendo da escala de estudo, a habilidade de dispersão pode mascarar o efeito que a heterogeneidade ambiental tem sobre a diversidade beta (Heino et al. 2013). De modo geral em um ambiente homogêneo, a simples limitação na habilidade de dispersão pode levar a diversidade beta entre locais (Nekola & White 1999). Entretanto é sugerido também que o aumento da habilidade de dispersão das espécies faz com que as espécies aumentem o número de sítios ocupados (Hoffsten 2004) e inclusive ocorram em locais "sub-ótimos", tamponando assim o efeito das variáveis ambientais. Este fenômeno é conhecido como efeito de massa (*mass effect*) (Shmida & Wilson 1985) e pode apresentar efeito nas escalas selecionadas para este estudo.

O aumento na habilidade de dispersão pode estar relacionado à atributos da espécie que aumentam a chance da espécie colonizar mais locais e dentre estes atributos está a abundância média local (Gaston 2000). A abundância média local foi utilizada, para este mesmo conjunto de dados, como preditora da proporção de locais ocupados pelos gêneros de EPT. Os resultados são bastante consistentes e demonstram que a distribuição dos gêneros de EPT são fortemente influenciados pela abundância média local em todas as escalas espaciais (dados não publicados).

Neste trabalho pode-se concluir que o efeito das variáveis ambientais não é importante para explicar a diversidade beta nas escalas estudadas. Complementarmente, é possível que a habilidade de dispersão apresente um efeito mais importante que as características ambientais para explicar a diversidade beta nas escalas estudadas. Adicionalmente, também é possível que a menor escala utilizada para este estudo pode ser muito grande para detectar variação na composição da comunidade influenciada pela heterogeneidade ambiental.

BIBLIOGRAFIA

- Allan, D.J. (1995). *Stream ecology: Structure and function of running waters*. 1st edn. Chapman & Hall, London.
- 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 β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, 14, 19–28.
- Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soininen, J., Virtanen, R. & Muotka, T. (2012). Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, 21, 365–375.
- Boyero, L. & Bosch, J. (2004). The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hydrobiologia*, 524, 125–132.

- Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328, 1388–91.
- Downes, B.J., Hindell, J.S. & Bond, N.R. (2000). What's in a site? Variation in lotic macroinvertebrate density and diversity in a spatially replicated experiment. *Austral Ecology*, 25, 128–139.
- Gaston, K.J. (2000). *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science Ltd, Malden, MA, USA.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Heino, J., Grönroos, M., Ilmonen, J., Karhu, T., Niva, M. & Paasivirta, L. (2013). Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science*, 32, 142–154.
- Heino, J. & Mykrä, H. (2008). Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology*, 33, 614–622.
- Hoffsten, P.-O. (2004). Site-occupancy in relation to flight-morphology in caddisflies. *Freshwater Biology*, 49, 810–817.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75, 435–450.
- Legendre, P. & Gallagher, E. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. *Ecology*. 3rd edn. Elsevier, Oxford UK.
- Macan, T.T. (1974). *Freshwater ecology*. 2nd edn. John Wiley & Sons, New York.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32, 226–236.
- Melo, A.S., Schneck, F., Hepp, L.U., Simões, N.R., Siqueira, T. & Bini, L.M. (2011). Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 23, 318–331.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.

- Peterson, E.E., Merton, A.A., Theobald, D.M. & Urquhart, N.S. (2006). Patterns of spatial autocorrelation in stream water chemistry. *Environmental Monitoring and Assessment*, 121, 571–96.
- R Core Team. (2012). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4534–9.
- Shimano, Y., Juen, L., Salles, F.F., Nogueira, D.S. & Cabette, H.S.R. (2013). Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 49, 31–41.
- Shmida, A. & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.
- Siqueira, T., Bini, L.M., Cianciaruso, M.V., Roque, F.O. & Trivinho-Strixino, S. (2009). The role of niche measures in explaining the abundance–distribution relationship in tropical lotic chironomids. *Hydrobiologia*, 636, 163–172.
- Steinitz, O., Heller, J., Tsoar, A., Rotem, D. & Kadmon, R. (2006). Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33, 1044–1054.
- Thompson, R. & Townsend, C. (2006). A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *The Journal of Animal Ecology*, 75, 476–484.
- Tuomisto, H. (2010a). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33, 23–45.
- Tuomisto, H. (2010b). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2006). Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 87, 2697–2708.
- Vinson, M.R. & Hawkins, C.P. (2003). Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography*, 26, 751–767.
- Williams, D.D. & Feltmate, B.W. (1992). *Aquatic Insects*. 1st edn. CAB International, Wallingford.

CONCLUSÃO GERAL

Concluí que a proporção de locais ocupados pelos gêneros de todas as ordens é influenciada pela abundância média local e pela ocorrência das larvas na deriva (DRIFT) em todas as escalas espaciais estudadas. Estes atributos aparentemente aumentam a chance dos táxons ocupar mais locais e em geral o efeito destes atributos aumenta com o aumento da escala. Os demais atributos diretamente relacionados à dispersão não apresentam uma relação tão clara com a proporção de locais que os táxons ocupam, pois seus efeitos foram bastante variados entre os grupos taxonômicos. Entretanto, a partir dos resultados observados pode-se concluir que quando um atributo apresenta efeito positivo sobre a proporção de ocupação, em geral, este efeito positivo tende a aumentar com o aumento da escala de estudo. Ou seja, a importância da dispersão dos táxons se torna cada vez mais importante conforme aumenta-se a escala espacial.

As características ambientais não explicaram a variação na estrutura da comunidade dos insetos aquáticos nas escalas avaliadas. Aparentemente este resultado observado pode ser resultado da escala selecionada, pois as variáveis ambientais como um todo podem ser mais importantes em escalas menores. Alternativamente, é sugerido que nas escalas estudadas a habilidade de dispersão apresente um efeito tampão sobre a relação entre diversidade beta e as características ambientais. Portanto concluo que a melhor abordagem seria o uso da habilidade de dispersão para explicar a diversidade beta, assim como pode ser relevante usar características ambientais para explicar a proporção de locais ocupados dos gêneros.