

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Aninhamento em comunidades: padrões e processos subjacentes

Carolina Ramos Caiado Gomes

Orientador: Dr. Adriano Sanches Melo

Goiânia - GO

Maio de 2014

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR AS TESES E DISSERTAÇÕES ELETRÔNICAS NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: **Dissertação** **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação

Nome completo do autor: Carolina Ramos Caiado Gomes

Título do trabalho: Aninhamento em comunidades: padrões e processos subjacentes

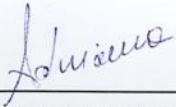
3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Carolina Ramos Caiado Gomes
Assinatura do (a) autor (ã)

Data: 16 / 04 / 18



Prof. Dr. Adriano Sanches Melo

Adriano Sanches Melo

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Aninhamento em comunidades: padrões e processos subjacentes

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*

Carolina Ramos Caiado Gomes

Orientador: Dr. Adriano Sanches Melo

Goiânia – GO

Maio de 2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação na (CIP)

GPT/BC/UFG

Gomes, Carolina Ramos Caiado.

G633a Aninhamento em comunidades: padrões e processos subjacentes [manuscrito] / Carolina Ramos Caiado Gomes. - 2014.

vii, 53f. : figs, tabs.

Orientador: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, 2014.

Bibliografia.

Apêndices.

1. Espécies – Aninhamento 2. Macroinvertebrados aquáticos
3. Aves – Aninhamento 4. Mamíferos – Aninhamento I. Título.

CDU: 57.063.8



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

1
2 **ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 126**
3

4 Ata da reunião da banca examinadora da defesa de dissertação em nível de mestrado. Em
5 vinte e três de maio de dois mil e quatorze (23/05/2014), às nove horas (09h), no
6 Auditório do ICB IV, Campus II, UFG, reuniram-se os componentes da banca
7 examinadora: **Prof. Dr. Adriano Sanches Melo – ICB/UFG; Prof. Dr. Tadeu de**
8 **Siqueira Barros, UNESP; e Prof. Dr. Luis Mauricio Bini – ICB/UFG** para, em sessão
9 pública presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de
10 dissertação intitulada: **“Aninhamento em comunidades: padrões e processos**
11 **subjacentes”**, em nível de mestrado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de
12 autoria de **Carolina Ramos Caiado Gomes**, discente do Programa de Pós-Graduação em
13 Ecologia e Evolução, da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo
14 presidente, que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi
15 concedida à autora da dissertação que em cerca de ~~30~~ minutos procedeu à
16 apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu a
17 examinada, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de
18 arguição, procedeu-se à avaliação da dissertação. Tendo-se em vista o que consta na
19 Resolução nº 0834/2007 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC),
20 que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, e procedidas às
21 correções recomendadas, a dissertação foi APROVADA considerando-se
22 integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em
23 Ecologia e Evolução, na área de concentração em Ecologia e Evolução, pela
24 Universidade Federal de Goiás. **A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na**
25 **secretaria do programa da versão definitiva da dissertação, com as devidas**
26 **correções.** A banca examinadora recomenda a publicação de artigo (s) científico oriundo
27 (s) dessa dissertação em periódicos de circulação nacional e/ou internacional, depois de
28 procedidas as modificações sugeridas. Cumpridas as formalidades de pauta, às

UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

29 ...12...h...25 min, encerrou-se a sessão de defesa e, para constar, eu, Suely Ana Ribeiro,
30 Secretária Executiva da Universidade Federal de Goiás, lavrei a presente ata que, após
31 lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual
32 teor.

33
34
35
36
37 Prof. Dr. Adriano Sanches Melo
38 ICB/UFG

39
40
41
42 Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros
43 UNESP

44
45
46
47
48 Prof. Dr. Luis Mauricio Bini
49 ICB/UFG
50

UFG
UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS

Aninhamento em comunidades: padrões e processos subjacentes

Carolina Ramos Caiado Gomes

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. Luis Mauricio Bini

Dr. Tadeu de Siqueira Barros

Dr. Adriano Sanches Melo
(Orientador)

Goiânia – GO

Maio de 2014

“Mesmo quando tudo parece desabar, cabe a mim decidir entre rir ou chorar, ir ou ficar, desistir ou lutar; porque descobri, no caminho incerto da vida, que o mais importante é o decidir.”

Cora Coralina

AGRADECIMENTOS

Durante essa etapa da minha formação profissional marcada por muita incerteza, insegurança e angústia, muitos me ajudaram de alguma forma a ‘segurar as pontas’ e por isso sou muito grata.

Agradeço aos meus pais, José e Neyla, por estarem ao meu lado mais uma vez dando todo o suporte emocional e financeiro durante o mestrado.

Ao meu namorado, Gabriel, por se fazer sempre presente mesmo com toda a distância física, pelo incentivo, conforto e apoio incondicional.

Ao meu orientador, Adriano, por ter sido várias vezes muito mais do que um orientador, mas também psicólogo, amigo e até pai. Sou muito grata por ter feito parte da sua ‘família acadêmica’ durante esses anos, você é um exemplo para mim como pesquisador, professor e pessoa.

Ao Luciano, por ter sido o irmão que eu não tive. Não existem palavras que traduzam o que você fez por mim durante esse período, mas de maneira simplificada, obrigada pelo seu cuidado, seu zelo, sua preocupação comigo. Obrigada pela maravilhosa parceria, seja no pacato dia a dia da UFG, na organização e execução das festas mais iradas, na arrumação/ressaca pós-festas, nos campos, nos almoços na República e nos famigerados congressos de Limno.

Aos professores da EcoEvol pela formação de excelência que me ofereceram e por proporcionarem um ambiente intelectualmente estimulante e colaborativo. Ser aluna do PPG em Ecologia e Evolução da UFG foi, com certeza, um grande privilégio. Aos coordenadores Adriano e Marcão pelo amparo em todas as questões burocráticas que surgiram nesse período.

Ao PPG em Ecologia e Evolução e ao Adriano pelo apoio financeiro que tornou o meu trabalho de campo possível. À Anninha pela ajuda durante o piloto e ao Luciano, por ter feito o meu campo como se fosse o dele, e por proporcionar a mais alta gastronomia já vista na história dos trabalhos de campo.

Ao Prof. Glauco Machado pela incrível oportunidade de participar do Curso de Campo Ecologia da Mata Atlântica. Essa foi uma experiência muito importante para meu crescimento profissional e pessoal, e de quebra, obrigada por ter se tornado amigo, conselheiro, psicólogo e por ter me recebido várias vezes em seu laboratório e nunca ter desistido de tentar me salvar da boca do monstro.

Aos meus companheiros do Laboratório de Ecologia de Insetos, Amandinha, Carol Moreno, Dioguinho, Karen, Letícia, Luciano, Luiz, Verônica e Vidal, e aos professores Adriano e Viviane pela ótima convivência diária e por proporcionarem um excelente ambiente de trabalho.

Aos colegas da EcoEvol e agregados, principalmente a galera do Bonde do R.U. e Banco dos Vagabundos, Albert, Batata, Cris, Daniel, Dioguinho, Dioguito, Douglas, Fran, Karina, Luciano, Macaxeira, Tati, Túlio e Zander. Aos meus velhos amigos da graduação que continuaram ao meu lado durante a pós, Carol Cotó, Elisa, Pedro e Raíssa. Aos meus novos amigos da pós, que se tornaram grandes amigos, Marcos e Paola, obrigada pela cumplicidade.

Aos meus irmãos e meio irmãos acadêmicos, Ana Laura, Cátia, Fabiana, Laís, Luiz, Sílvia, Renato e Victor, pela incrível parceria Goianos e Gaúchos e companhia nos Congressos de Limno, inclusive nas palestras.

Por fim, agradeço aos professores José Alexandre e Tadeu por aceitarem participar da banca e, de antemão, pelas contribuições que irão fazer para melhoria da dissertação.

Enfim, a todos que participaram ou torceram por mim durante esse período, meu muito obrigada! Eu não teria conseguido sem vocês.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	7
CAPÍTULO I	10
RESUMO.....	11
INTRODUÇÃO	12
MATERIAIS E MÉTODOS.....	14
Área de estudo e amostragem.....	14
Identificação do material	15
Análise dos dados	16
RESULTADOS	19
DISCUSSÃO	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26
CAPÍTULO II	31
ABSTRACT.....	32
INTRODUCTION.....	33
METHODS.....	36
Data	36
Measuring nestedness	36
Measuring beta diversity due to differences in species richness	38
RESULTS	38
Latitudinal gradients in nestedness	38
Longitudinal gradients in nestedness	39
Beta diversity due to differences in species richness	41
DISCUSSION.....	43
REFERENCES.....	46
CONCLUSÃO GERAL	53

RESUMO GERAL

O aninhamento é um padrão ecológico particular de distribuição de espécies em metacomunidades em que o grupo de espécies encontradas em sítios menos ricos é subconjunto daquele encontrado em sítios mais ricos. No contexto de partição de diversidade beta, o aninhamento era considerado, juntamente com a substituição de espécies, um componente da diversidade beta. Porém, atualmente está claro que este termo estava sendo equivocadamente utilizado para se referir à diversidade beta devido a diferenças de riqueza. Em casos específicos em que tais diferenças de riqueza refletem uma perda ou ganho ordenado de espécies entre sítios emerge, então, o aninhamento. No presente trabalho utilizei a abordagem de partição de diversidade beta, focando no componente das diferenças de riqueza, combinada com o uso de uma métrica específica de aninhamento, o NODF, a fim de explorar situações em que a diferença de riqueza entre sítios ocorre de maneira aninhada, considerando diferentes sistemas e escalas de estudo. No primeiro capítulo utilizo comunidades de macroinvertebrados aquáticos para evidenciar a importância da posição espacial de um mesmo micro-habitat na geração de aninhamento em corredeiras. Encontrei que manchas e trechos no início de corredeiras são menos ricos do que no final de corredeiras, e que para trechos há aninhamento da fauna encontrada no trecho inicial em relação à fauna encontrada no trecho final de uma mesma corredeira. No segundo capítulo utilizo comunidades de aves e mamíferos considerando uma escala que abrange todo o Novo Mundo para avaliar como o aninhamento varia ao longo de gradientes latitudinais e longitudinais. O padrão aninhado emergiu em várias regiões de ambos os gradientes, e está sempre relacionado a diferenças de riquezas existentes nesses gradientes combinada com processos direcionais que levam a perda ou ganho ordenado de espécies.

ABSTRACT

Nestedness is a particular pattern of species distribution in metacommunities in which a group of species found in poorer sites is a subset of the group of species found in richer sites. In the beta diversity partition context, nestedness is considered one of beta diversity components, jointly with species turnover. However, it is clear now that this term has been used in a wrong way instead of beta diversity due to richness differences. In specific cases that such richness differences reflect an ordered gain or loss of species between sites, then the nested pattern emerges. In the present work I used the beta diversity partition approach, focusing on the richness differences component, combined with a specific metric of nestedness, the NODF, to explore situations in which the richness differences between sites occur in a nested way considering different systems and scales of study. In the first chapter I use aquatic macroinvertebrates communities to show the importance of spatial position of patches of the same microhabitat in generating nestedness in riffles. I found that patches and riffle sites located in the beginning of the riffles are poorer than patches and riffle sites at the end of the same riffles, and that initial sites are nested in final sites in a same riffle. In the second chapter I use birds and mammals communities in the New World to assess how nestedness varies in latitudinal and longitudinal gradients. Nestedness emerged in several regions in both gradients, and it is always related to richness differences in such gradients combined with directional processes that cause an ordered loss or gain of species.

INTRODUÇÃO GERAL

Ecólogos reconhecem que os indivíduos se distribuem de forma heterogênea ao longo do espaço geográfico, o que não corresponde necessariamente a uma distribuição aleatória da comunidade. O aninhamento é um padrão ecológico particular de distribuição de espécies em metacomunidades. A biota exibe o padrão de distribuição aninhada quando o grupo de espécies encontrado em sítios com menor riqueza de espécies é subconjunto do grupo de espécies encontrado em sítios com maior riqueza de espécies (Patterson & Atmar 1986). Estudos anteriores registraram a presença de aninhamento em metacomunidades para diversos táxons, tais como mamíferos (Patterson & Atmar 1986), aves (Patterson 1987, Blake 1991), macroinvertebrados aquáticos (Heino 2009; Heino *et al.* 2010), moluscos (Heino & Muotka 2005) e algas (Schneck *et al.* 2011).

O aninhamento em metacomunidades pode ser gerado a partir de diferenças nas características das comunidades, tais como isolamento, área, qualidade e aninhamento de habitats bem como nos atributos das espécies, tais como requerimento de área, abundância e tolerância a fatores abióticos. Wright *et al.* (1998) destacam quatro mecanismos que combinam esses fatores, gerando aninhamento: (1) amostragem passiva, que pode se dar simplesmente pela maior probabilidade de espécies mais abundantes serem retiradas do pool regional de espécies primeiramente, seguidas pelas espécies menos abundantes; (2) aninhamento de habitats, tendo em vista que se espécies ocupam habitats com características particulares e se os habitats que apresentarem características em comum forem aninhados, assim será a composição de espécies; (3) área do habitat, que pode afetar os riscos de extinção das espécies, pois em áreas maiores a competição é reduzida, o que reduz a exclusão de espécies e em áreas menores há maior competição interespecífica e baixas densidades populacionais, restando apenas as espécies

melhores competidoras; (4) distância ou isolamento das manchas de habitat combinada com a capacidade de dispersão das espécies, de modo que bons dispersores podem ser encontrados em todas as comunidades, mesmo nas mais isoladas e depauperadas, enquanto maus dispersores serão encontrados apenas nas comunidades mais próximas à fonte.

As causas do aninhamento podem variar conforme a escala. Um mesmo padrão pode ser gerado por diferentes processos em diferentes escalas, uma vez que as escalas podem funcionar como filtro, amplificador ou mesmo esconder processos (Wu & Loucks 2005). Summerville *et al.* (2002) encontraram aninhamento em comunidades de borboletas em escala espacial mais restrita, considerando fragmentos. Nessa escala, a área do fragmento foi um atributo importante na escolha das manchas de habitat pelas espécies, sendo que as especialistas evitavam fragmentos de área muito pequena. Em fragmentos de áreas maiores foram encontradas tanto espécies generalistas quanto especialistas, enquanto que em áreas menores apenas espécies generalistas, gerando o aninhamento. Já Hausdorf & Hennig (2002) estudaram gastrópodes numa escala abrangendo todo o oeste da Europa e encontraram aninhamento de sítios mais ao norte em relação aos sítios situados mais ao sul da região de estudo. Os autores sugerem que durante os períodos glaciais os sítios situados mais ao sul funcionaram como refúgios às espécies, e que o aninhamento seria resultado da imigração diferencial das espécies, de modo que ao norte apenas os melhores dispersores estão atualmente presentes.

Com o objetivo de quantificar o aninhamento em metacomunidades, várias medidas foram desenvolvidas. A mais popular ao longo do desenvolvimento dessa área de pesquisa foi a “*nestedness temperature calculator*” ou “*T*”, proposta por Atmar & Patterson (1993). Essa medida, também chamada de medida de desordem, mede em uma matriz de presença e ausência de espécies o quanto a combinação da distribuição das presenças e ausências desvia da

combinação dada por uma isóclina que descreve uma distribuição perfeitamente aninhada. Os desvios são medidos como o quadrado da distância Euclidiana das presenças e ausências inesperadas até a isóclina (Atmar & Patterson 1993). Entretanto, Almeida-Neto *et al.* (2008) mostraram que essa medida de aninhamento, bem como outras menos populares (“*C*” de Wright & Reeves 1992 e “*d*” de Brualdi & Sanderson 1999) possuem algumas propriedades indesejadas como o fato de não discriminar uma estrutura aninhada em que o preenchimento é mínimo ou em que o preenchimento é máximo, e de indicar certo grau de aninhamento para estruturas em que o aninhamento, de fato, não existe. Sendo assim, desenvolveram a medida “*Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill*” ou “NODF”. O NODF é baseado em duas propriedades. A primeira é o “preenchimento decrescente” (DF), que assume valor zero quando o sítio hipotetizado como o menos rico apresenta maior riqueza do que o hipotetizado como mais rico ou valor 100 quando o sítio hipotetizado como mais rico é, de fato, mais rico. A segunda propriedade do NODF é “sobreposição pareada” (PO), que é a porcentagem das espécies encontradas no ponto inicial que também estão presentes no ponto final. Se $DF = 0$, $NODF = 0$, já se $DF = 100$, $NODF = PO$ (Almeida-Neto *et al.* 2008). Desde então, o NODF é a métrica mais utilizada para se medir aninhamento em comunidades.

O aninhamento tem sido estudado até então como um padrão isolado, mas quando inserido no contexto de diversidade beta o aninhamento pode ser visto também como um componente da diversidade beta. O termo diversidade beta foi definido por Whittaker (1960) como a extensão da mudança na composição da comunidade, ou grau de diferenciação da comunidade em relação a gradientes do ambiente. Essa definição é um tanto ampla e remete, de forma geral, à heterogeneidade de composição de espécies entre locais. Dessa forma, o termo é frequentemente encontrado na literatura como sinônimo de *turnover* (substituição de espécies de

um sítio para outro) (Bratton 1985, Gaston *et al.* 2007). Entretanto, medidas de diversidade beta também são sensíveis à diferença de riqueza de espécies, mesmo quando não há substituição (Harrison *et al.* 1992). Este segundo fenômeno tem sido chamado de aninhamento (Baselga 2010), embora existam contestações sobre a adequabilidade do uso do conceito nesta situação (Almeida-Neto *et al.* 2012, Ulrich & Almeida-Neto 2012). A popularização da perspectiva em que se une diversidade beta e aninhamento foi feita por Baselga (2010), que propôs uma forma unificada de avaliar a contribuição relativa de cada um dos fenômenos para a diversidade beta. Segundo Baselga (2010), a diversidade beta total pode ser medida pelo índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}) e o componente relativo à substituição pelo índice de dissimilaridade de Simpson (β_{sim}). O componente relativo ao aninhamento pode ser obtido como $\beta_{nes} = \beta_{sor} - \beta_{sim}$. O trabalho de Baselga (2010) deu origem a um intenso debate, que persiste no presente, sobre definições conceituais dos fenômenos envolvidos e medidas adequadas para a decomposição da diversidade beta em seus dois componentes (Podani & Schmera 2011, Carvalho *et al.* 2012, Almeida-Neto *et al.* 2012, Ulrich & Almeida-Neto 2012, Carvalho *et al.* 2013).

O presente trabalho está dividido em duas seções, ambas abordando o aninhamento no contexto da diversidade beta, mas em diferentes sistemas de estudo e escalas espaciais. No primeiro capítulo procurei entender se a posição espacial de manchas de habitat em corredeiras de riachos é importante para a emergência de diferença de riqueza e aninhamento na fauna de insetos de riachos. No segundo capítulo avaliei como diferenças de riqueza e aninhamento variam ao longo de gradientes latitudinais e longitudinais em comunidades de aves e mamíferos do Novo Mundo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227-1239.
- Almeida-Neto, M., Frensel, D.M.B. & Ulrich, W. (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 772-777.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, **96**, 373-382.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Blake, J.G. (1991) Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conservation Biology*, **5**, 58-66.
- Bratton, S.P. (1975) A comparison of the beta diversity functions of the overstory and herbaceous understory of a deciduous forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **102**, 55-60.
- Brualdi, R.A. & Sanderson, J.G. (1999) Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia*, **119**, 256-264.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P. & Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 760-771.

- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Borges, P.A.V., Schmera, D. & Podani, J. (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, **122**, 825-834.
- Gaston, K.J., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Lennon, J.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F. & Blackburn, T.M. (2007) Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 1567-1574.
- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 151-158.
- Hausdorf, B. & Hennig, C. (2003) Nestedness of north-west European land snail ranges as a consequence of differential immigration from Pleistocene glacial refuges. *Oecologia*, **135**, 102-109.
- Heino, J. (2009) Species co-occurrence, nestedness and guild-environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **54**, 1947-1959.
- Heino, J., Mykrä, H. & Rintala, J (2010) Assessing patterns of nestedness in stream insect assemblages along environmental gradients. *Ecoscience*, **17**, 345-355.
- Heino, J. & Muotka, T. (2005) Highly nested snail and clam assemblages in boreal lake littorals: Roles of isolation, area, and habitat suitability. *Ecoscience*, **12**, 141-146.
- Patterson, B.D. (1997) The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology*, **1**, 323-334.
- Patterson, B.D. & Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, **28**, 65-82.

- Podani, J. & Schmera, D. (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence–absence data. *Oikos*, **120**, 1625–1638.
- Schneck, F., Schwarzbald, A. & Melo, A.S. (2011) Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society*, **30**, 1049-1056.
- Summerville, K.S., Veech, J.A. & Crist, T.O (2002) Does variation in patch use among butterfly species contribute to nestedness at fine spatial scales? *Oikos*, **97**, 195-204.
- Ulrich, W. & Almeida-Neto, M. (2012) On the meaning of nestedness: back to the basics. *Ecography*, **35**, 865-871.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 280-338.
- Wright, D.H. & Reeves, J. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**, 416–428.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen G.M., Cutler A. & Atmar W. (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**, 1-20.
- Wu, J. & Loucks, O.L. (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, **70**, 439-466.

CAPÍTULO I

Efeito da posição espacial de manchas de habitat sobre a composição e estrutura de assembleias de insetos aquáticos em corredeiras de riachos

RESUMO

O aninhamento é um padrão de distribuição de espécies em metacomunidades em que espécies encontradas em sítios menos ricos são subconjuntos daquelas encontradas em sítios mais ricos. Em riachos, manchas de habitat em trechos iniciais da corredeira devem receber poucos indivíduos de trechos a montante, pois os remansos criam uma barreira à dispersão. Por outro lado, manchas em trechos finais têm a possibilidade de receber indivíduos vindos do trecho acima. Sendo assim, testei as hipóteses que i) para dois trechos de uma mesma corredeira, um posicionado no início e outro no final da corredeira, a fauna do trecho inicial deve ser menos rica e ii) aninhada à fauna do trecho final. As duas hipóteses foram testadas em duas escalas espaciais. A primeira, de micro-habitat, constitui uma mancha de 30 cm². A segunda escala, denominada aqui de trecho, inclui 3 m² e foi composta por 10 manchas de micro-habitat. Coletamos indivíduos de Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera e Elmidae em manchas de micro-habitat de pedras logo após o fim de um remanso (o trecho inicial da corredeira) e um pouco antes do início do próximo remanso (o trecho final da corredeira) em um total de 18 corredeiras. As hipóteses sobre riqueza de espécies foram avaliadas com um modelo linear da riqueza em função da posição do trecho, ponderadas pela identidade da corredeira. Para avaliar o aninhamento do trecho inicial dentro do trecho final de cada corredeira foi calculada a métrica NODF. A métrica foi testada com um modelo nulo em que todas as espécies poderiam ocorrer em qualquer local da matriz. A diferença entre o NODF observado e o esperado ao acaso foi testada com um modelo linear controlado pela identidade da corredeira. Para as duas escalas espaciais, a fauna em manchas iniciais foi menos rica do que a fauna de manchas finais de corredeiras. Não houve aninhamento na escala de micro-habitats. Entretanto, na escala de trechos a fauna em trechos no início da corredeira foi aninhada em relação àquela no fim da mesma corredeira. Os resultados indicam que o trecho inicial deve estar sujeito a restrições no recebimento de migrantes por via aquática devido a limitações impostas por remansos, como por exemplo, a presença de peixes insetívoros.

INTRODUÇÃO

Estudos de Ecologia de Paisagem em riachos mostram que a distribuição da fauna é frequentemente agregada em manchas de habitats (Pringle *et al.* 1988, Murphy *et al.* 1998, Palmer *et al.* 2000, Silver *et al.* 2004). De uma perspectiva ecológica, manchas representam áreas discretas de condições ambientais relativamente homogêneas, distintas e descontínuas das áreas que as cercam em relação ao caráter ambiental (Wiens 1976). Dentro dessa perspectiva fica implícita a noção de que as discontinuidades têm significâncias biológicas e são importantes para os organismos. Operacionalmente, a estrutura de manchas de um ambiente é aquela que pode ser reconhecida e que é relevante para os indivíduos (Wiens 1976).

Riachos apresentam uma grande heterogeneidade espacial, tanto nas condições (regime de inundações, tipo de substrato, tamanho das partículas do substrato) como nos recursos (matéria orgânica) (Townsend 1989), favorecendo o aparecimento de manchas de habitats ao longo da paisagem. Estudos mostram que insetos aquáticos parecem reconhecer certos aspectos das manchas de habitat, como tipo de substrato (Vinson & Hawkins 1998, Boyero & Bosch 2004), rugosidade (Brooks *et al.* 2005), arranjo espacial e tamanho da mancha (Silver *et al.* 2004) e disponibilidade de matéria orgânica (Palmer *et al.* 2000), e que esses aspectos são importantes na escolha do habitat pelos indivíduos.

Conhecendo os fatores importantes na escolha de habitats pelos indivíduos, espera-se a ocorrência de comunidades similares em locais que apresentem similaridade em relação a esses fatores (Allan 1995). Entretanto, mesmo que uma mancha de habitat apresente condições propensas à colonização por uma dada espécie, sua presença também depende de uma dinâmica de imigração e emigração. Sendo assim, manchas com atributos muito semelhantes não

necessariamente apresentarão as mesmas espécies, uma vez que processos como dispersão (Malmqvist 2002) e oviposição (Reich & Downes 2003a) também influenciam a chegada e saída de espécies nas manchas.

Em riachos, podemos esperar que a posição espacial de trechos de manchas de habitat dentro das corredeiras seja importante para a dinâmica de chegada e saída de indivíduos. Para trechos iniciais de corredeiras, a dispersão por via aquática de indivíduos de trechos à montante pode ser limitada, uma vez que o remanso precedente à corredeira cria uma barreira à dispersão. Tal barreira deve-se ao fato do remanso constituir um habitat distinto, com características desfavoráveis às espécies encontradas em corredeiras (Brown & Brussock 1991). Ainda, remansos possuem peixes orientados visualmente, o que reduz a quantidade de migrantes devido à predação (Flecker 1992). Por outro lado, trechos no final de corredeiras podem receber indivíduos por deriva vindos do trecho acima, bem como ovos que foram depositados a montante e que eventualmente são dispersos pela coluna d'água. Sendo assim, espera-se que trechos no fim da corredeira não só sejam mais ricos, como também que apresentem um conjunto de espécies que englobe aquele conjunto presente em trechos no início da mesma corredeira.

Considerando uma escala ainda menor, de manchas de determinado micro-habitat dentro de trechos, dado que a deposição de ovos pelas fêmeas adultas de insetos aquáticos é frequentemente agregada (Lancaster *et al.* 2003, Lancaster *et al.* 2010), pode-se esperar que manchas de micro-habitat em trechos iniciais de corredeiras apresentem muitos indivíduos de uma mesma espécie. Já manchas em trechos finais, que tem a possibilidade de recebimento de indivíduos a montante, além da presença de muitos indivíduos de uma mesma espécie que foram ovipositados nesses locais, pode-se esperar também a presença de poucos indivíduos de outras espécies que se estabeleceram nesses locais após a deriva. Sendo assim, na escala de micro-

habitat espera-se que manchas em trechos iniciais sejam menos ricas e apresentem uma fauna aninhada à de trechos finais de uma corredeira.

O objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito da posição espacial de manchas de determinado micro-habitat dentro de corredeiras sobre a composição e estrutura de assembleias de insetos aquáticos dessas manchas. Especificamente, testei as hipóteses que: i) para duas posições de uma mesma corredeira, uma no início e outra no final da corredeira, a fauna na posição inicial deve ser menos rica e ii) aninhada à fauna da posição final. As duas hipóteses foram testadas em duas escalas espaciais, de manchas de micro-habitat e de trecho. Na escala de trecho testei ainda a hipótese que: iii) quanto maior o remanso precedente à corredeira, maior será o aninhamento entre os trechos da corredeira.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e amostragem

As coletas foram realizadas no Rio das Almas, município de Pirenópolis, estado de Goiás, nos meses de junho e agosto de 2013. Selecionei 18 corredeiras com fundo de pedras e em cada uma amostréi dois trechos, um no início da corredeira logo após o final do remanso à montante e outro no final, antes do remanso à jusante. Em cada trecho foram obtidas 10 unidades amostrais, em micro-habitat de pedras, com coletor Surber (30 X 30 cm, malha de 0,25mm) (Fig. 1). A escala de mancha de micro-habitat constituiu uma unidade amostral de Surber e a escala de trecho incluiu a soma das 10 manchas de micro-habitat amostradas naquele trecho. O material biológico foi separado no local e fixado em álcool 70% e posteriormente identificado em laboratório.

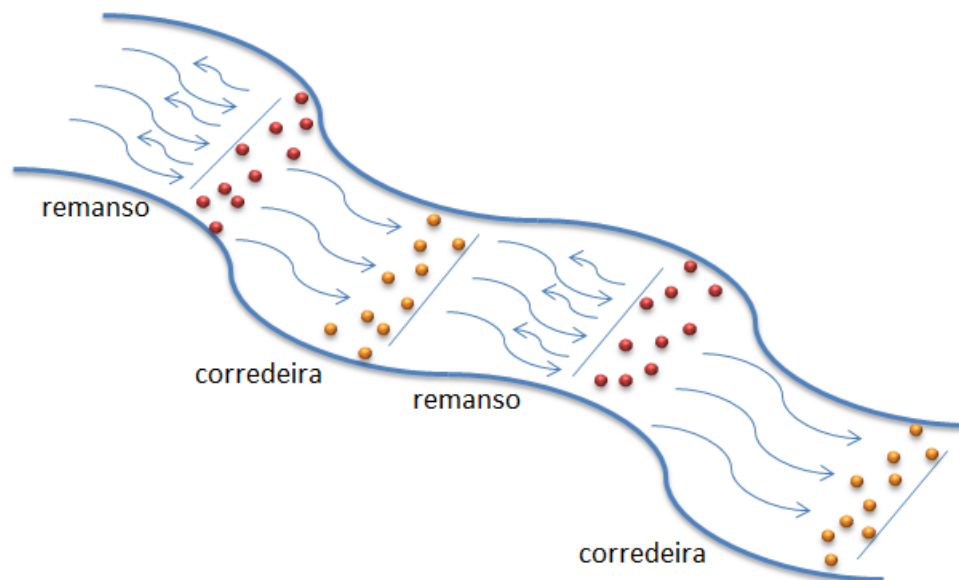


Figura 1 – Desenho amostral. Os círculos representam as manchas de micro-habitat. Os círculos vermelhos pertencem ao trecho considerado inicial da corredeira e os círculos alaranjados pertencem ao trecho considerado final da corredeira.

Identificação do material

Indivíduos imaturos das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera e da família Elmidae (Coleoptera) foram identificados até gênero com o auxílio de chaves taxonômicas (Passos *et al.* 2003, Pes *et al.* 2005, Salles 2006, Lecci & Froehlich 2007), e então designados em morfoespécies. Os caracteres utilizados para as designações em morfoespécies foram presença, formato e posição de estruturas. Separei e fotografei um indivíduo de cada morfotipo para a criação de um catálogo de referência para as identificações. Desconsidereei indivíduos em estádios iniciais de desenvolvimento.

Análise dos dados

Para as análises considerando a escala de trechos de corredeiras, primeiramente padronizei dentro de cada corredeira a composição de espécies do trecho mais abundante em função da abundância do trecho menos abundante com um procedimento semelhante à rarefação (Hurlbert 1971). Tal padronização é necessária para tornar comparáveis as riquezas dos dois trechos, uma vez que a riqueza é dependente do tamanho da amostra. Para isso, obtive do trecho com mais indivíduos a probabilidade de ocorrência de cada espécie nele presente quando a amostra é reduzida para o total de indivíduos do trecho com menos indivíduos. Essas probabilidades foram utilizadas em um sorteio em que a espécie poderia assumir o valor 0, significando ausência, ou valor 1, significando presença. O sorteio foi repetido para cada espécie do trecho mais abundante, definindo a nova composição de espécies do ponto com mais indivíduos do par de trechos na corredeira. Como a cada sorteio a composição do trecho a ser padronizado não é necessariamente a mesma, repeti o procedimento de padronização 100 vezes para chegar à composição de espécies do trecho mais rico do par.

Para testar a hipótese que o trecho inicial de corredeiras apresenta menor riqueza de espécies em relação ao trecho final da corredeira, a cada padronização, calculei a riqueza do trecho final e inicial de cada corredeira. A média das 100 padronizações constituiu a riqueza de cada trecho. Para testar se há diferença das riquezas entre os trechos utilizei um modelo linear das riquezas em função da posição do trecho (inicial ou final), controlado pela identidade da corredeira (1 a 18), como em um teste t pareado, sendo cada corredeira um par.

Para a hipótese de que a fauna do trecho inicial da corredeira é aninhada em relação à fauna do trecho final da corredeira, obtive o aninhamento observado do trecho inicial dentro do trecho final de cada corredeira conforme a métrica NODF (*Nestedness metric based on Overlap*

and decreasing Fill), proposta por Almeida-Neto *et al.* (2008). Avaliei a magnitude do NODF observado com um modelo nulo em que dada a matriz de presença e ausência de cada par de trechos inicial e final da corredeira, o número de presenças foi mantido, mas as espécies poderiam ocorrer em qualquer local da matriz, ou seja, nem as espécies nem o total do sítio foram preservados (Wright *et al.* 1997). Foram feitas 100 aleatorizações para cada corredeira e a média dos NODFs provenientes das matrizes aleatorizadas constituiu o valor de NODF esperado ao acaso. Os NODFs observados e esperados foram modelados em função da categoria do dado (observado ou esperado) e da identidade da corredeira (1 a 18) para avaliar se o aninhamento encontrado é maior do que o esperado ao acaso com um teste unicaudal.

Para avaliar se o aninhamento entre trechos da corredeira aumenta conforme aumenta o comprimento do remanso precedente à corredeira utilizei um teste de permutação. Como a distribuição dos dados de porcentagem de aninhamento não se encaixam em nenhuma das distribuições conhecidas (e.g. Normal, Poisson, Binomial) para realizar um GLM, esse tipo de teste, que é livre de distribuição, parece ser o mais adequado. Calculei o coeficiente de inclinação da reta de regressão do valor do NODF em função do comprimento do remanso e então criei um cenário nulo em que aleatorizei os valores de NODF e calculei novamente o coeficiente de inclinação da reta para os dados aleatorizados. Repeti esse procedimento 10.000 vezes e estimei a probabilidade de obter pelo cenário nulo coeficientes de inclinação iguais ou maiores do que o observado.

Complementarmente a essas análises, empreguei um método de partição de diversidade beta e calculei entre todos os pares de trechos iniciais e finais das corredeiras a diversidade beta total, a diversidade beta devido à substituição de espécies e a diversidade beta devido à diferença de riqueza. A diversidade beta total (D_j) foi calculada pelo índice de dissimilaridade de Jaccard

$\frac{(b+c)}{(a+b+c)}$, sendo “a” o número de espécies presentes nos dois sítios, “b” o número de espécies presentes apenas no sítio 1 mas não no sítio 2 e “c” o número de espécies presentes apenas no sítio 2 e não no sítio 1. A diversidade beta devido à substituição de espécies (β_{-3}) foi calculada como $2 \times \frac{\min(b,c)}{(a+b+c)}$ e a diversidade beta devido à diferença de riqueza (β_{rich}) como $\frac{|b-c|}{(a+b+c)}$. Carvalho *et al.* (2013) mostraram através de simulações que esse método de partição é o mais adequado, pois β_{-3} e β_{rich} são consistentes com a proporção real de número de substituições e perda de espécies nos cenários simulados e aumentam monotonicamente à medida que aumenta a substituição e a diferença de riqueza nos dados simulados. As matrizes de dissimilaridade foram então utilizadas em uma análise multivariada de variância permutacional (PERMANOVA), considerando a posição do trecho (inicial ou final) como variável preditora e restringindo as permutações dentro de cada corredeira.

Para as análises considerando a escala de manchas de micro-habitat dentro de trechos de corredeiras, para cada corredeira fiz dez pares aleatórios de uma mancha do trecho inicial e uma mancha do trecho final. Dados esses pares, fiz o mesmo procedimento de padronização da composição descrito anteriormente, calculei as riquezas da mancha inicial e final, o NODF observado entre elas e o NODF esperado segundo o mesmo modelo nulo descrito anteriormente.

Para testar a hipótese que manchas de micro-habitats finais são mais ricas do que manchas de micro-habitats iniciais utilizei um modelo linear da riqueza em função de sua localização (trecho inicial ou trecho final), controlada pela identidade da corredeira (1 a 18). Para testar a hipótese que a fauna de manchas de micro-habitat iniciais é aninhada à fauna de manchas de micro-habitat finais empreguei um modelo linear considerando os valores de NODF em função da categoria do dado (observado ou esperado) e da identidade da corredeira (1 a 18).

Escrevi uma rotina em ambiente R (The R Development Core Team 2012) para fazer a rarefação para composição, modelos lineares e teste de permutação. Para calcular o NODF, a partição da diversidade beta e a PERMANOVA utilizei funções do pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.* 2013).

RESULTADOS

Identifiquei um total de 20.059 indivíduos correspondendo a 70 morfoespécies, sendo 29 de Ephemeroptera, 6 de Plecoptera, 25 de Trichoptera e 10 de Elmidae. O número de indivíduos por trecho variou de 213 a 759 (média±DP = 550,72±135,15) em trechos iniciais, de 171 a 759 (média±DP = 563,66±156,57) em trechos finais, de 11 a 121 em manchas de micro-habitats em trechos iniciais (média±DP = 55,07±20,87) e de 11 a 118 em manchas de micro-habitats em trechos finais (média±DP = 56,36±22,41).

A riqueza de espécies nos trechos finais de corredeiras foi maior do que nos trechos iniciais. Os trechos finais apresentaram, em média, três espécies a mais do que os iniciais ($F_{(1,17)} = 6,079$; $p = 0,012$; Fig. 2).

A fauna de trechos iniciais de corredeiras exibiu padrão de distribuição aninhado à fauna de trechos finais de corredeiras. Os NODFs observados foram, em média, 1,5 vezes maiores do que a respectiva média das simulações de NODFs obtidos ao acaso ($F_{(1,17)} = 3,155$; $p = 0,046$; Fig. 3).

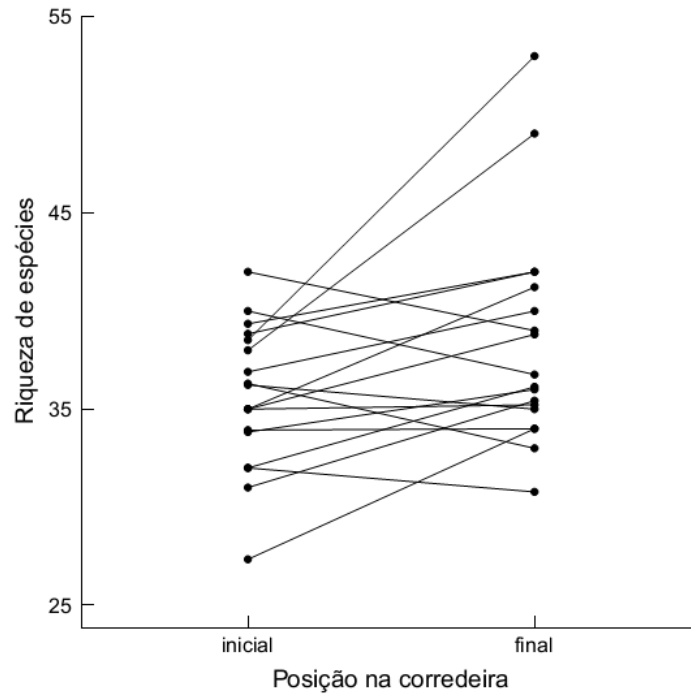


Figura 2 - Relação entre a posição do trecho na corredeira e a riqueza de espécies. Cada linha representa uma corredeira.

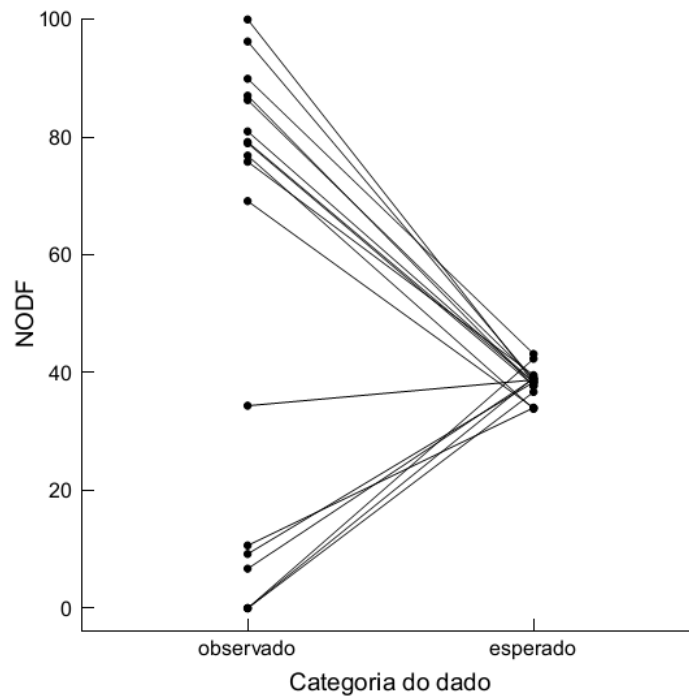


Figura 3 - Porcentagens de aninhamento observadas e esperadas ao acaso entre trechos de corredeiras. Cada linha representa uma corredeira.

Não encontrei relação entre tamanho do remanso e porcentagem de aninhamento ($p = 0,26$; Fig. 4). A posição do trecho não tem efeito sobre a diversidade beta total entre trechos ($F_{(1,34)} = 0,89$; $p = 0,41$; $R^2 = 0,02$), bem como sobre a dissimilaridade devido à substituição ($F_{(1,34)} = 0,82$; $p = 0,6$; $R^2 = 0,02$), mas tem efeito sobre a dissimilaridade devido à diferença de riqueza, porém esse efeito é fraco ($F_{(1, 34)} = 3,05$; $p = 0,03$; $R^2 = 0,08$).

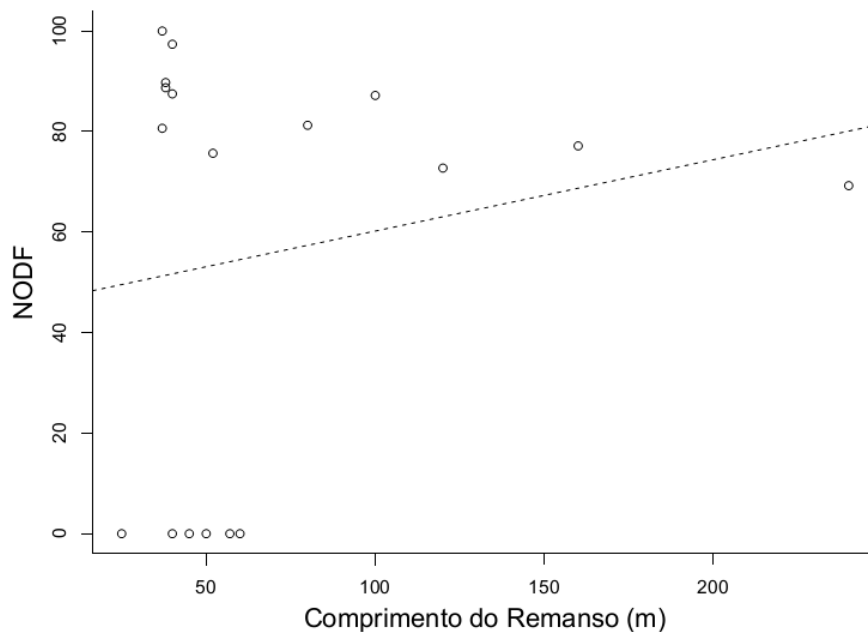


Figura 4 – Valor de NODF para as corredeiras em função do comprimento do remanso à montante.

Manchas de micro-habitat em trechos finais tiveram, em média, 1,05 espécies a mais do que manchas em trechos iniciais ($F_{(1, 341)} = 2,792$; $p = 0,047$; Fig. 5). Porém, a fauna das manchas em trechos iniciais não é aninhada na fauna das manchas em trechos finais ($F_{(1, 341)} = 0,019$; $p = 0,445$; Fig. 6).

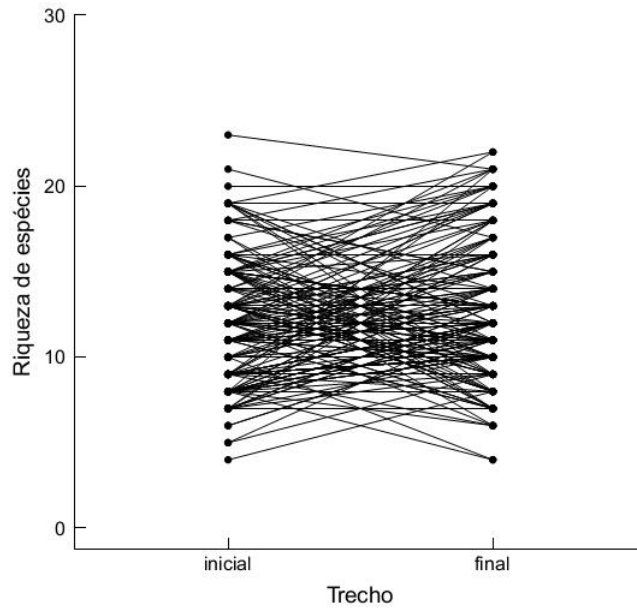


Figura 5 - Relação entre o trecho em que a mancha de micro-habitat se encontra e a riqueza de espécies. Cada linha representa um par de manchas, sendo uma no trecho inicial e uma no trecho final de uma mesma corredeira.

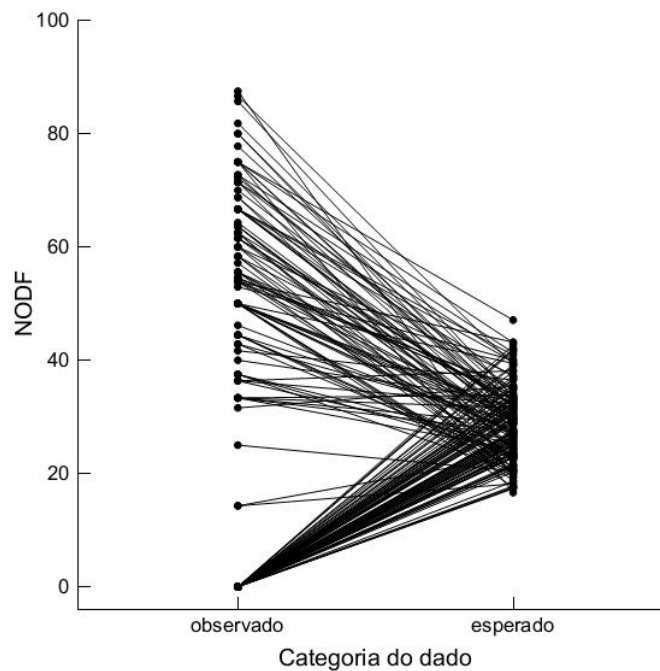


Figura 6 - Porcentagens de aninhamento observadas e esperadas ao acaso entre manchas de micro-habitats. Cada linha representa um par de manchas, sendo uma no trecho inicial e outra no trecho final da corredeira.

DISCUSSÃO

A variação na distribuição de insetos em ambientes aquáticos é frequentemente explicada por variáveis ambientais (e.g. Baptista *et al.* 2001, Bispo *et al.* 2006, Costa & Melo 2008). Porém, os resultados deste trabalho acrescentam a posição da mancha de habitat como importante preditor da distribuição de insetos aquáticos em corredeiras de riachos.

A riqueza de espécies em manchas de micro-habitat e em trechos diferiu entre as posições na corredeira, e foi maior tanto em manchas de micro-habitat quanto em trechos finais. Boyero & Bosch (2004) encontraram em seu estudo que a riqueza de espécies em pedras era relacionada à quão enterrada estava a pedra, à posição da pedra em relação ao fluxo d'água e profundidade do trecho em que a pedra estava. No presente trabalho, tais variáveis estavam padronizadas em ambas as posições de uma mesma corredeira, além de outras variáveis limnológicas como temperatura, pH, turbidez, condutividade, oxigênio dissolvido uma vez que as coletas foram feitas pareadas dentro de cada corredeira. Sendo assim, a posição das manchas de micro-habitat e dos trechos emerge como a principal fonte de explicação para tal diferença de riqueza. Subjacente à posição em si está a dinâmica de migração de indivíduos que é diferente entre as posições. Tanto posições iniciais quanto finais de uma corredeira tem a possibilidade de recebimento de indivíduos via oviposição por fêmeas adultas. Entretanto, no início o recebimento de indivíduos advindos à montante tanto à deriva quanto por natação ativa é restrito pela presença do remanso. Em remansos, invertebrados são bastante suscetíveis à predação por peixes, pois esses ambientes geralmente têm poucos refúgios intersticiais, e o risco de predação aumenta conforme diminui a complexidade do habitat (Nelson 1979). Além disso, a fauna típica de remansos é distinta daquela de corredeiras (Brown & Brussock 1991), de modo que a colonização de manchas de micro habitats e trechos iniciais de corredeiras por indivíduos do

próprio remanso à montante parece improvável. Esses argumentos reforçam que a fauna de manchas de micro-habitats e trechos iniciais deve se dar em sua maior parte apenas pela oviposição, enquanto que as manchas de micro-habitat e trechos finais tem a possibilidade de incremento na riqueza a partir da colonização por indivíduos vindos de trechos acima.

Encontrei aninhamento da fauna na escala de trechos de corredeiras, evidenciando que o ganho de espécies do trecho final em relação ao inicial é ordenado. Heino *et al.* (2009) encontraram esse mesmo padrão para insetos aquáticos, mas na escala de riachos, sendo o tamanho do riacho o fator responsável pela emergência do aninhamento. Reich & Downes (2003b) mostram que a escolha do sítio de oviposição pela fêmea é determinada por características físicas do sítio. No presente trabalho, as características físicas dos trechos inicial e final de cada corredeira eram muito semelhantes, de modo que é possível esperar que as espécies potenciais colonizadoras de ambos os trechos são comuns. Sendo assim, o aninhamento pode ter surgido através da alocação de todos os indivíduos de uma mesma espécie do trecho inicial para o final, como por exemplo, pela deriva de larvas que emergiram de ovos recém ovipositados (Brittain & Eikeland 1988).

O comprimento do remanso não foi um intensificador do aninhamento. Encontrei que a porcentagem de aninhamento dentro da corredeira foi independente do tamanho do remanso. Esse resultado sugere que mesmo remansos de menor comprimento constituem barreira à dispersão e que a predação deve limitar o movimento dos insetos entre corredeiras.

A posição espacial teve efeito sobre a diversidade beta devido à diferença de riqueza, mas tal efeito foi fraco. Por um tempo essa métrica foi utilizada na literatura como uma medida de diversidade beta devido à aninhamento (Baselga 2010), porém atualmente está claro que ela não

mede aninhamento e tampouco resulta apenas de dissimilaridade devido aninhamento, mas sim devido à diferença de riqueza que pode ser aninhada ou não (Almeida-Neto *et al.* 2012, Ulrich & Almeida-Neto 2012). O fato de ela não ser uma medida direcional, como o NODF, faz com que ela detecte a diferença de riqueza entre sítios, mas não a direção dessa diferença, o que pode justificar o efeito fraco da posição espacial nessa abordagem metodológica.

Na escala de manchas de micro-habitat não houve aninhamento de manchas de trechos iniciais em manchas de trechos finais, ainda que as manchas de trechos finais tenham sido mais ricas do que as manchas de trechos iniciais. Esse resultado evidencia que o ganho de espécies de manchas do trecho final não ocorre de maneira ordenada, e que espécies que co-ocorrem em manchas iniciais não são necessariamente subconjuntos daquelas que co-ocorrem em manchas finais. Dessa forma, indivíduos à deriva de manchas em trechos iniciais para manchas em trechos finais parecem selecionar o sítio de estabelecimento considerando aspectos que vão além das características físicas da mancha de habitat, mas também interações interespecíficas. De fato, Heino (2009) encontrou que insetos aquáticos pertencentes a uma mesma guilda se encontravam mais segregados do que o esperado por um modelo nulo, sugerindo que a competição interespecífica pode contribuir para gerar o padrão de distribuição de insetos aquáticos. Além disso, o número de espécies amostrado em uma mancha é muito pequeno em relação ao pool da corredeira. Portanto, mesmo que exista aninhamento, é difícil detectar nesta escala.

O presente trabalho ressalta a importância de incluirmos variáveis espaciais em estudos de estrutura de comunidades de insetos aquáticos em riachos, mas, além disso, tem uma implicação de cunho prático. Dado o caráter aninhado da fauna de trechos iniciais em trechos finais de corredeiras, ao se pensar em desenhos amostrais em riachos, parece interessante que as

coletas sejam feitas mais próximas a trechos finais de corredeiras, onde a probabilidade de amostrar a maior parte da riqueza daquele habitat é maior.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allan, J.D. (1995) Stream ecology – structure and function of running waters. London: Chapman & Hall.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227-1239.

Almeida-Neto, M., Frensel, D.M.B. & Ulrich, W. (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 772-777.

Baptista, D.F., Buss, D.F., Dorvillé, L.F.M. & Nessimian, J.L. (2001) Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé river basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 249-258.

Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.

Bispo, P.C., Oliveira, L.G., Bini, L.M. & Sousa, K.G. (2006) Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, **66**, 611-622.

- Boyero, L. & Bosch, J. (2004) The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hydrobiologia*, **524**, 125-132.
- Brittain, J.E. & Eikeland, T.J. (1988) Invertebrate drift - A review. *Hydrobiologia*, **166**, 77-93.
- Brooks, A.J., Haeusler, T., Reinfelds, I. & Williams, S. (2005) Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, **50**, 331-344.
- Brown, A.V. & Brussock, P.P. (1991) Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia*, **220**, 99-108.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Borges, P.A.V., Schmera, D. & Podani, J. (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, **122**, 825-834.
- Costa, S.S. & Melo, A.S. (2008) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, **598**, 131-138.
- Flecker, A.S. (1992) Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology*, **73**, 438-448.
- Heino, J. (2009) Species co-occurrence, nestedness and guild-environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **54**, 1947-1959.
- Heino, J., Mykrä, H. & Muotka, T. (2009) Temporal variability of nestedness and idiosyncratic species in stream insect assemblages. *Diversity and Distributions*, **15**, 198-206.
- Hurlbert, S.H. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**, 577-586.

- Lancaster, J., Downes, B.J. & Reich, P. (2003) Linking landscape patterns of resource distribution with models of aggregation in oviposition stream insects. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 969-978.
- Lancaster, J., Downes, B.J. & Arnold, A. (2010) Oviposition site selectivity of some stream-dwelling caddisflies. *Hydrobiologia*, **652**, 165-178.
- Lecci, L.S. & Froehlich, C.G. (2007) Ordem Plecoptera Burmeister 1839 (Arthropoda: Insecta). Em Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo. Ed. Froehlich, C.G. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online/
- Malmqvist, B. (2002) Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, **47**, 679-694.
- Murphy, J.F., Giller, P.S. & Horan, M.A. (1998) Spatial scale and the aggregation of stream macroinvertebrates associated with leaf packs. *Freshwater Biology*, **39**, 325-337.
- Nelson, W.G. (1979) Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **38**, 225-245.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G, Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P. Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palmer, M.A., Swan, C.M., Nelson, K., Silver, P. & Alvestad, R. (2000) Streambed landscapes: evidence that stream invertebrates respond to the type and spatial arrangement of patches. *Landscape Ecology*, **15**, 563-576.

- Passos, M.A., Nessimian, J.L. & Ferreira-JR, N. (2007) Chaves para identificação dos gêneros de Elmidae (Coleoptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **5**, 24-53.
- Pes, A.M.O., Hamada, N. & Nessimian, J.L. (2005) Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **49**, 181-204.
- Pringle, C.M., Naiman, R.J., Bretschko, G., Karr, J.R., Oswood, M.W, Webster, J.R, Welcomme, R.L. & Winterbourn, M.J. (1988) Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 203-524.
- Reich, P. & Downes, B.J. (2003a) Experimental evidence for physical cues involved in oviposition site selection of lotic hydrobiosid caddis flies. *Oecologia*, **136**, 465-475.
- Reich, P. & Downes, B.J. (2003b) The distribution of aquatic invertebrate egg masses in relation to physical characteristics of oviposition sites at two Victorian upland streams. *Freshwater Biology*, **48**, 1497-1513.
- Salles, F.F. (2006) A ordem Ephemeroptera no Brasil (Insecta): taxonomia e diversidade. Tese (Doutorado em Entomologia). Universidade Federal de Viçosa.
- Silver, P., Wooster, D. & Palmer, M.A. (2004) Chironomid responses to spatially structured, dynamic, streambed landscapes. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 69-77.
- Townsend, C. (1989) The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**, 36-50.

- Ulrich, W. & Almeida-Neto, M. (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography*, **35**, 001-007.
- Vinson, M.R. & Hawkins, C.P. (1998) Biodiversity of stream insects: variation in local, basin and regional scales. *Annual Review of Entomology*, **43**, 271-293.
- Wiens, J.A. (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81-120.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen, G.M., Cutler, A. & Atmar, W. (1997) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**, 1-20.

CAPÍTULO II

Nestedness and richness-difference component of beta diversity in latitudinal and longitudinal gradients of New World birds and mammals

ABSTRACT

The beta diversity can be defined as the difference in species composition between sites. Recent work suggest that beta diversity can be partitioned in two components, species turnover and species richness differences. When the loss or gain of species from one site to another is ordered, then a pattern known as nestedness emerges. In the present work I explore the relative importance of the species richness differences component of beta diversity and of nestedness in latitudinal and longitudinal gradients in New World birds and mammals. I hypothesize that for the latitudinal gradient, especially in regions close to the poles, nestedness should be strong from the equator to the poles and the beta diversity must be driven mostly by richness differences, reflecting a gain of species from the tropics through dispersion. For the longitudinal gradient, nestedness is not expected to be relevant since I cannot recognize any event of ordered gain or loss of species in this gradient and thus the turnover should be the main driver of beta diversity between sites, reflecting substitution of species. I employed a beta diversity partition approach and also the NODF metric of nestedness for bands including a focal cell and two adjacent cells in latitudinal and longitudinal directions. Since the NODF requires an ordering of sites according to the factor that hypothetically controls the nested gradient, the bands were employed in four directions: equator-poles, poles-equator, east-west and west-east. The beta diversity partition approach did not produce clear patterns. NODF results were clearer and more interpretable. The latitudinal and longitudinal patterns were similar for both birds and mammals. For the latitudinal gradient, as predicted, I found strong nestedness in equator-poles direction, principally in high latitudes in North America and also in transition areas between biomes and in areas with altitudinal gradient in both directions. In the longitudinal gradient, unexpected high nestedness emerged in boundary areas of biomes and in areas with altitudinal gradient also in both directions. Results suggest that processes causing ordered gain or loss of species between sites occur in many directions and for such sites nestedness is the main driver of beta diversity.

INTRODUCTION

Early naturalists recorded anecdotal cases of contrasting species richness among tropical and temperate areas. These initial records were followed by formal assessments of local species richness for a number of plant and animal groups. Concomitantly, a number of theories were raised to explain species richness gradients at continental scales (e.g. Hawkins *et al.* 2003). These macroecological studies on biological diversity have relied mostly on alpha diversity, usually measured as species richness. Recent work have also focused on distinct measures of alpha diversity, such as phylogenetic and functional diversity (Safi *et al.* 2011), and on metrics associated to differences of species composition among areas. Regarding the latter, recent works (but see Harrison *et al.* 1992) have assessed large scale beta diversity among adjacent areas (Qian & Ricklefs 2007, Melo *et al.* 2009) or among areas differing in some environmental factor (e.g. productivity, Andrew *et al.* 2012).

The beta diversity concept has been used in a very liberal way and currently includes a number of partially overlapping concepts and metrics (Tuomisto 2010). For instance, Baselga (2010, 2012) suggested that the Sorensen and Jaccard dissimilarity indices commonly used to quantify beta diversity can be decomposed in components due to species turnover and nestedness. This suggestion leads to the interesting issue that distinct types of differences in species composition among areas can be caused by distinct historical and ecological processes. Indeed, Baselga (2010) showed that dissimilarity of longhorn beetles among areas in southern Europe were mostly due to species turnover while among those in the north were due to both turnover and nestedness components. Accordingly, it can be suggested that nestedness among northern areas reflects extinctions and post-glacial recolonization. On the other hand, turnover among southern areas results from glacial refugia during the Pleistocene (Baselga 2010). Indeed,

Dobrovolski *et al.* (2012) used data on amphibians, birds and mammals of the New World and the same analytical framework suggested by Baselga (2010) and found evidence that the nestedness component of the total dissimilarity were most important among areas retaining ice cover until recent periods.

Despite of the interesting implications of the framework suggested by Baselga (2010), a number of critics were raised regarding the partition procedure and, perhaps most importantly, the nestedness component (Schmera & Podani 2011, Almeida-Neto *et al.* 2012, Ulrich & Almeida-Neto 2012, but see Baselga 2012). Almeida-Neto *et al.* (2012) showed that the nestedness component suggested by Baselga (2010) is too sensitive to matrix fill and size and increase or decrease even when nestedness measured using a proper index (NODF) remains constant. They suggest that the nestedness component of beta diversity actually measures differences in species richness and that these differences may or may not be nested. Indeed, the claim that the nestedness component measures differences in species richness is similar to that raised by Lennon *et al.* (2001) for a dissimilarity index (β_{gl}) very similar to the nestedness component suggested by Baselga (2010) (see Melo *et al.* 2009). Schmera & Podani (2011) and Carvalho *et al.* (2012) argues that the partition proposed by Baselga (2010) is equivocal or at least not the best one and propose new formulae (but see Baselga 2012).

In addition to the critics above, Ulrich & Almeida-Neto (2012) have highlighted that a proper measure of nestedness calculated for sites-only (NODF_{sites}) can produce, under some conditions, results identical to that of the nestedness component of dissimilarity proposed by Baselga (2010). However, a fundamental difference between them is the ability of the NODF_{sites} to accommodate ordering of sites according to a study factor that generates nestedness (e.g.

Lomolino 1996). Accordingly, it allows not only the detection of nestedness but also inferences regarding the causes of the nestedness pattern.

The main ingredient for the emergence of nestedness is the richness difference between sites (Almeida-Neto *et al.* 2008). Also, the gain or loss of species from one to another may be ordered, so that the species of a poorer site are a subset of the species of a richer site. Therefore, the beta diversity in a perfectly nested metacommunity is only due to the richness difference between sites. Events such as glaciations should promote the emergence of nestedness in the latitudinal gradient. Areas at lower latitudes were less affected than areas at higher latitudes during glaciation cycles, so they could maintain more species and also be centers of speciation, whereas at high latitudes many species were extinct (Mittelbach *et al.* 2007). After the cycles, the best dispersers of the lower latitude sites were able to recolonize sites at higher latitudes, generating a nestedness pattern in the latitudinal gradient in areas that suffered glaciations (Dobrovolski *et al.* 2012).

Here I take advantage of the ability of the NODF index to handle distinct ordering of sites to assess nestedness along latitudinal and longitudinal gradients in New World birds and mammals. Specifically, I applied a new methodological approach in which we created two distinct bands, one latitudinal formed by one focal cell and adjacent cells in north-south direction, and one longitudinal formed by a focal cell and adjacent cells in east-west direction. This methodology allowed me to assess nestedness individually and discuss processes behind nestedness in each gradient. For the latitudinal gradient I expect strong nestedness from the equator to the poles, which coincides with the species richness gradient and also with some events of ordered gain of species such as post-glaciation colonization at North America. On the other hand, I do not have clear expectations for the longitudinal gradient, since events or

processes that caused an ordered loss or gain of species along this gradient are not very recognized in the literature. For this direction, analysis will be performed in an exploratory way. I also employed the beta diversity partition approach with the same bands and expected that for the latitudinal gradient the dissimilarity due to richness differences would account for most of total beta diversity, while for the longitudinal gradient it would be the species turnover component of beta diversity.

METHODS

Data

I used digitized New World's bird (Ridgely *et al.* 2005) and mammal (Patterson *et al.* 2005) databases available at www.natureserve.org. The databases included 3836 bird species and 1640 mammal species. The New World was divided into a 1° by 1° cell grid and a presence/absence matrix was obtained by recording the species' presence at each cell. Each species was considered present in a given cell when its range polygon covered >50% of the cell area.

I selected each of the 4220 grid cells and defined two two-degree-wide bands around it. The latitudinal band included a focal cell and two adjacent cells at its north or at its south. Similarly, the longitudinal band included a focal cell and two adjacent east cells or two adjacent west cells. Therefore, for each focal cell we obtained latitudinal and longitudinal measures of nestedness and beta diversity.

Measuring nestedness

I expect an ordered loss of species from the equator to the poles, resulting in a nested faunal distribution. I quantified this hypothesized pattern using an index developed exclusively to

measure nestedness, the NODF (Nested metric based on Overlap and Decreasing Fill, Almeida-Neto *et al.* 2008). The use of NODF demands the ordering of the subjects (cells) by decreasing species richness or, even better, by a factor that hypothetically controls the nested gradient (Almeida-Neto *et al.* 2008). Accordingly, I ordered cells of each latitudinal band from the equator (hypothesized to have high species richness) to the poles of each hemisphere (hypothesized to be species-poor). I call, hereafter, this ordering as equator-poles. I also ordered latitudinal bands in the reverse direction (i.e. from poles to the equator; poles-equator) and in both directions for longitude (from east to west and west to east; respectively, east-west and west-east). These three additional orderings were done in an exploratory way and also to provide a baseline to contrast results from the ordering equator-poles.

Observed NODF values may be misleading in bands including few species (e.g. temperate regions close to the poles). In this case, the inclusion or not of one or a few species may cause large differences in the NODF values produced. Accordingly, I used a z statistic to estimate the importance of the NODF values. The z values were obtained by computing NODF from presence/absence matrices randomized accordingly to a liberal null model in which neither rows (cells) and columns (species) frequencies were preserved (model SIM1 accordingly to Gotelli 2000). The procedure was repeated 99 times to obtain the average (expected) $NODF_{EXP}$ as well as its standard deviation. Finally, the z-values were obtained by dividing the difference between $NODF_{OBS}$ and $NODF_{EXP}$ by the standard deviation of the 99 NODF obtained by the null model. However, when z scores and the raw data (observed NODFs) were plotted, patterns produced in both were coincident. For simplicity, I opted to present just the observed NODFs maps (for z maps see Appendix S1, Figs S1 and S2).

Measuring beta diversity due to differences in species richness

I used the beta diversity partition approach revised and suggested by Carvalho *et al.* (2013) as the more appropriate to calculate beta diversity indexes among cell composing bands. I calculated three measures of beta diversity for each band. The Jaccard dissimilarity accounted for the total beta diversity (β_{cc}) among sites. This dissimilarity can be partitioned in two components. The species turnover component of beta diversity (β_{β}) was calculated as $2 \times \frac{\min(b,c)}{(a+b+c)}$, where ‘a’ is the number of species shared by both sites, ‘b’ the number of species found in site 1 but not in site 2 and ‘c’ the number of species found in site 2 but not in site 1, and the richness-differences component of beta diversity (β_{rich}) was calculated as $\frac{|b-c|}{(a+b+c)}$. As this methodology does not demand the ordering of the cells by decreasing species richness, the bands were employed in only two ways: latitudinal, including the focal cell, its north and its south cell, and longitudinal, including the focal cell, its west and its east cell. Since one of mine main goals was to assess the relative importance of turnover and richness-differences components of beta diversity along latitudinal and longitudinal gradients, I calculated for each cell the contribution of β_{rich} to β_{cc} through the ratio $\beta_R = \beta_{rich}/\beta_{cc}$.

I wrote a routine in R environment (The R Development Core Team 2012) to select bands and obtain statistics. I used functions of the ‘vegan’ package (Oksanen *et al.* 2013) to randomize matrices, calculate NODF and beta diversity partition.

RESULTS

Latitudinal gradients in nestedness

Main latitudinal patterns for birds and mammals were mostly similar. I hypothesized that nestedness should be high in north of North America as a consequence of Quaternary glaciations.

That is, fauna at higher latitudes in North America should be a nested subset of those at lower latitudes. In fact, I found that equator-poles ordering of bands produced high NODF values in this region for both birds and mammals (Figs 1a, 2a). However, regions with high nestedness for birds were more restricted to the highest latitudes, while those for mammals extended into the south and included most of the North America. Additionally, the nestedness pattern emerged in other regions in equator-poles ordering, such as Sierras Madres, tropical wet forests in Mexico, Central Andes, the Brazilian Amazon Rainforest in its portion south of the Amazon River and transition areas between biomes in South America (e.g. Amazon Rainforest and Cerrado, Araucaria forest and Grasslands).

The patterns found in poles-equator direction were mostly the complement of equator-poles. High nestedness values were found in regions where there is a species gain from the equator to the poles (Fig. 1b, 2b). Such regions were the southeast coast of North America for mammals and birds, and for birds the pattern also reached the center of North America, Andean foothills, and the northeast of Brazil, in the transition between Atlantic Forest and Caatinga.

Longitudinal gradients in nestedness

Similarly, several longitudinal patterns were coincident for birds and mammals. The highest NODF values found for the east-west direction were in South America, in the transition from tropical forests to Chaco and in Andes (Fig. 1c, 2c), and for the west-east direction in Amazon Rainforest, in the transitions between Amazon Rainforest and Cerrado, Cerrado and Caatinga and in North America around Hudson Bay and Rocky Mountains foothills (Fig. 1d, 2d).

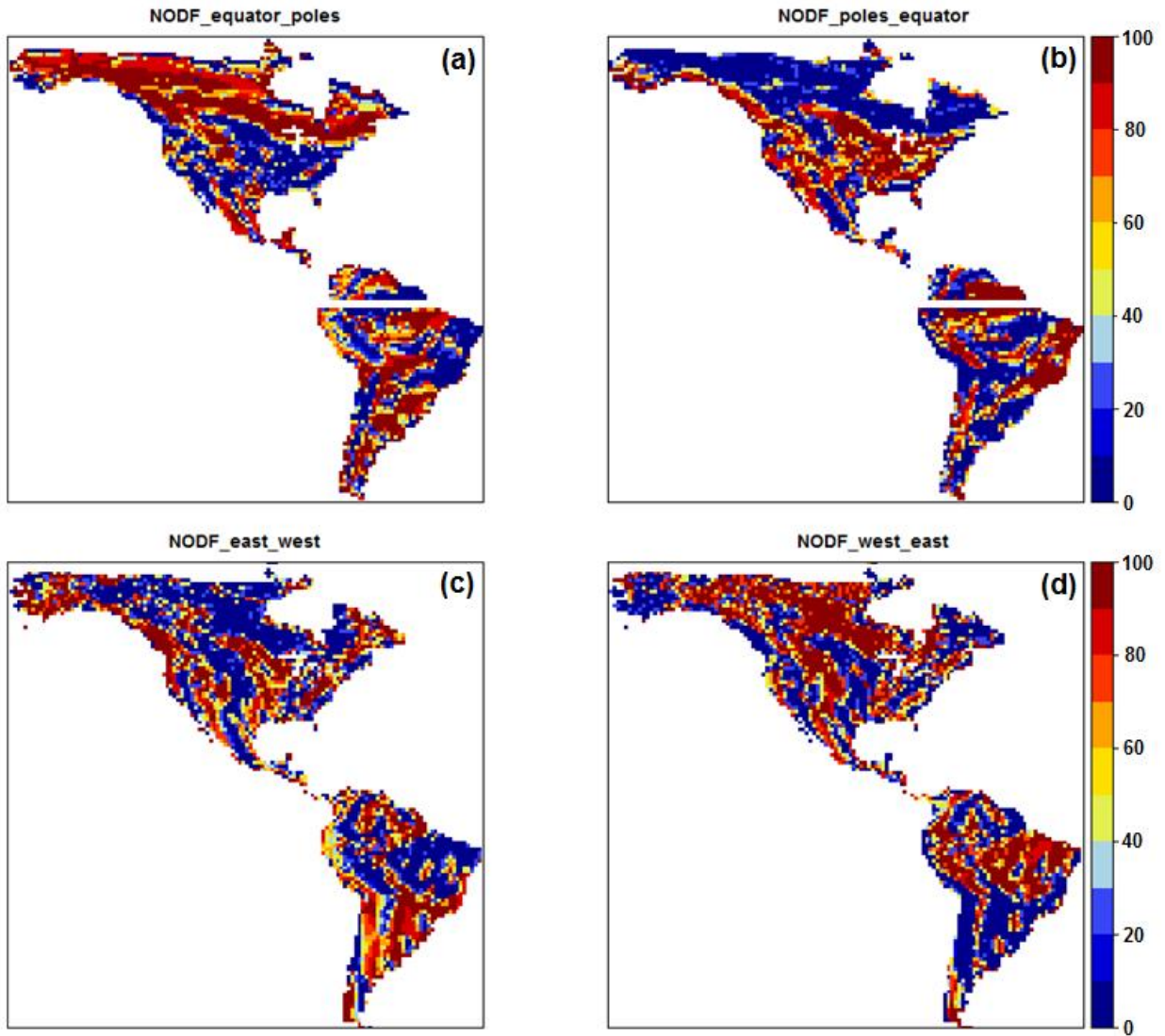


Figure 1 – NODF values for Birds. a) Equator-poles direction, b) Poles-equator direction, c) East-west direction, d) West-east direction

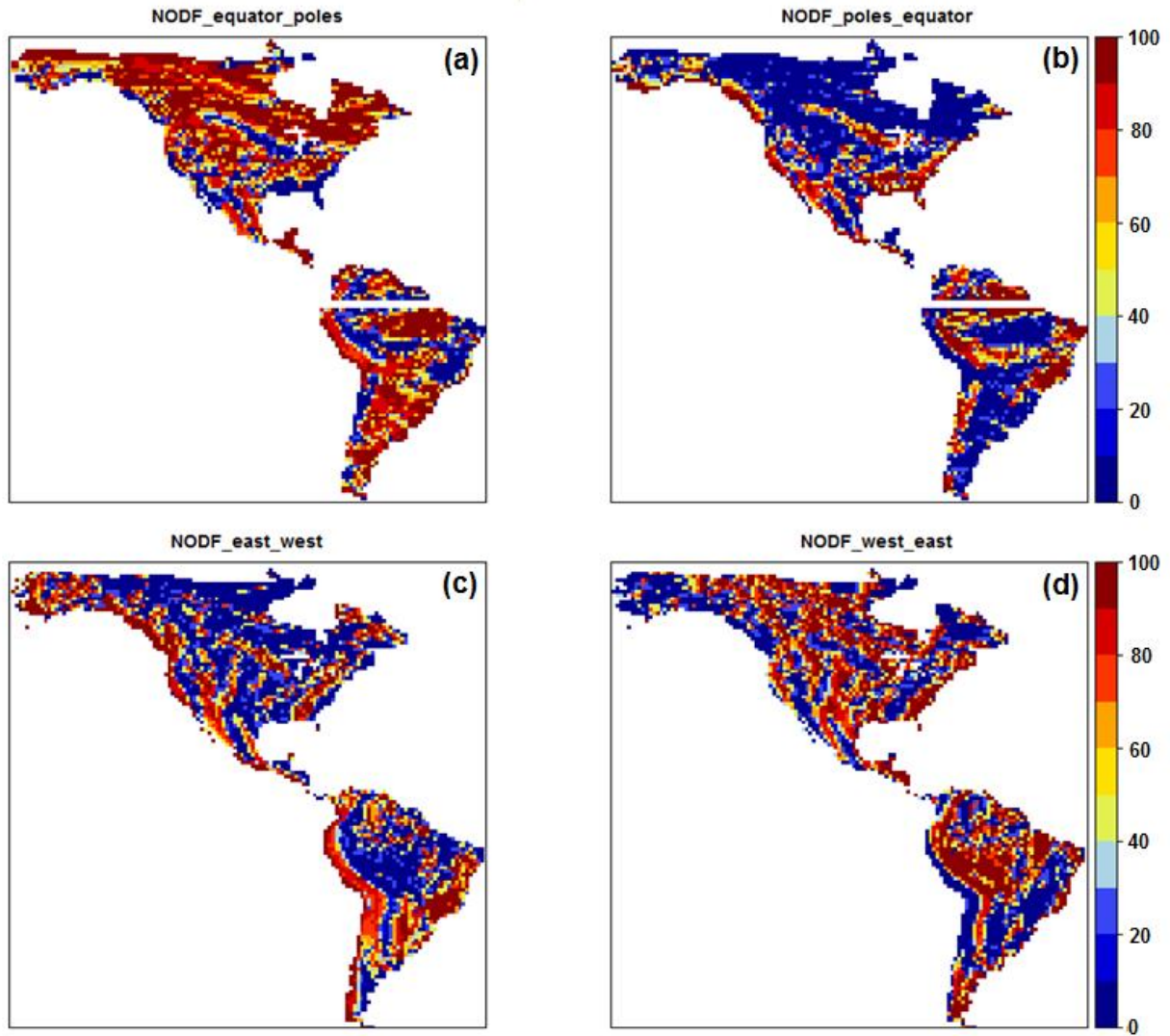


Figure 2 – NODF values for Mammals. a) Equator-poles direction, b) Poles-equator direction, c) East-west direction, d) West-east direction

Beta diversity due to differences in species richness

I could not detect many clear patterns in the maps obtained from the beta diversity partition approach (Figs 3 and 4). Considering latitudinal bands (Figs 3a, 4a), for both mammals and birds, high values of β_R were found in north of North America. This pattern was coincident with

the pattern obtained for the equator-poles direction of NODF for both groups. Considering longitudinal bands, high values of β_R were found all along the north of North America for Mammals (Fig. 4b), coinciding with high NODF values in northwestern North America in east-west direction and in center to northeastern North America in west-east direction.

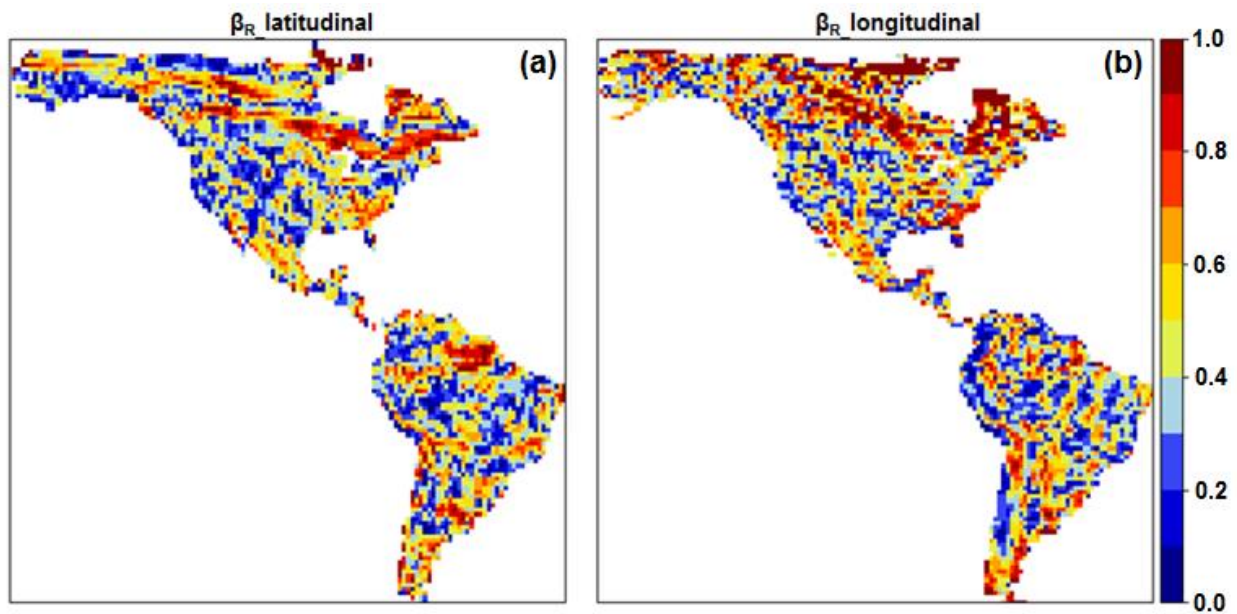


Figure 3 – β_R values for Birds. a) Latitudinal direction, b) Longitudinal direction

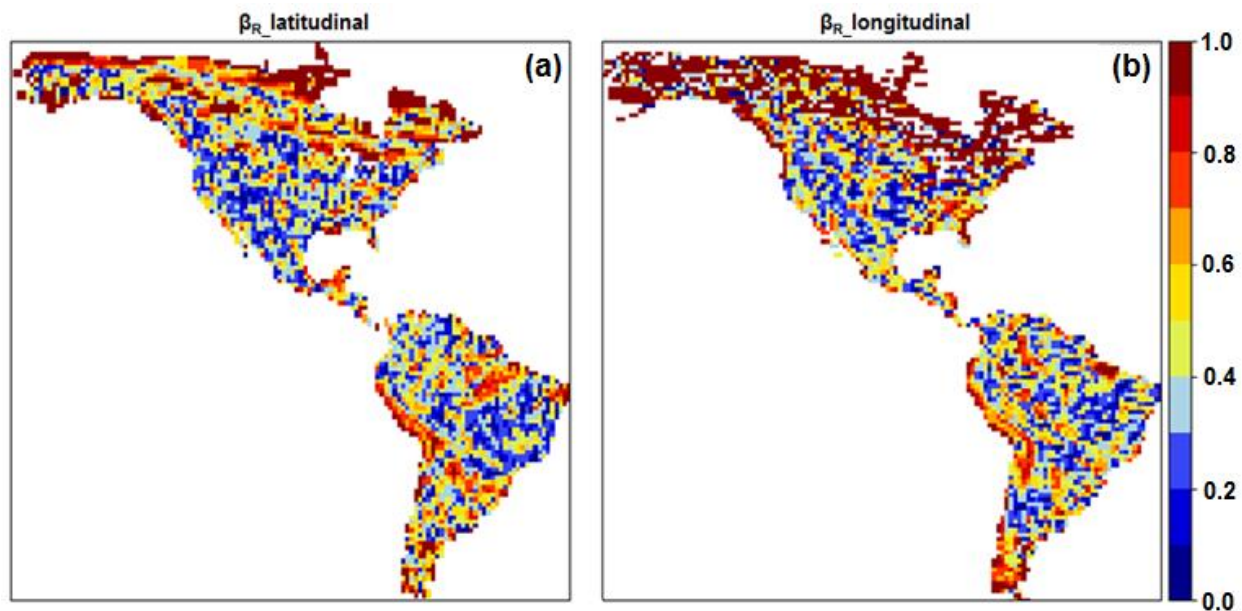


Figure 4 - β_R values for Mammals. a) Latitudinal direction, b) Longitudinal direction

DISCUSSION

The present study rescues a methodological approach considering north-south and east-west bands (e.g. Harrison *et al.* 1992, Qian *et al.* 2005) to assess beta diversity among adjacent regions or cells. Contrary to the methodologies employed in recent beta diversity studies, in which the dissimilarity indexes are calculated using a focal cell and all its adjacent cells in a given area (e.g. Hortal *et al.* 2011, Svenning *et al.* 2011) or a focal cell and its 1st order adjacent cells (e.g. Melo *et al.* 2009), the latitudinal and longitudinal bands allow the control of the direction to explore beta diversity. This control was responsible for the detection of several interesting patterns, especially in the ‘longitudinal gradient’ that is not frequently studied in the literature.

The possibility of ordering cells accordingly to a factor that hypothetically controls the nested gradient using the NODF metric also lead to interesting results. As expected, nestedness

emerged on equator-poles direction, but when the cells were ordered in the three contrasting directions, beyond the well-known “latitudinal richness gradient”, the nested pattern also emerged in some regions. Indeed, in a recent work Srinivasan *et al.* (2014) found nestedness in babbler and murid assemblages along the east-west direction in the Himalaya due to post-glacial colonization of the west from eastwards refugia.

For the equator-poles direction I found high nestedness for both birds and mammals in the north of North America. This finding coincides with Dobrovolski *et al.* (2012) results, which have highlighted the role of post-glacial colonizations in structuring the communities in this region. We also found high nestedness in ecotones of Amazon Rainforest and Cerrado, and Araucaria forest and Grasslands. All these cases characterize transitions between richer biomes to poorer biomes, and nestedness is probably due to the gradual loss of the species typical from the richer biome as there is an advance toward the other biome. High values of nestedness were found in Sierras Madres, tropical wet forests in Mexico, Central Andes, the Brazilian Amazon Rainforest portion south of the Amazon River in the equator-poles direction. In all those cases, the equator-poles direction coincides with the richness gradient, which means that the focal cell closest to the equator is richer than its adjacent cells. Furthermore, the present study indicates that the loss of richness from this focal cell to the others in these regions is ordered and further studies are necessary to elucidate the processes responsible for this ordered loss in each of them.

In the poles-equator direction high nestedness was found in the southeast coast of United States. Such region is a peninsula, and Simpson (1964) found for this region a low density of mammals, even when compared to the species density of nonpeninsular regions in the same latitude with the same area. It reflects a spatially constrained dispersal from northern source areas, a peninsular dynamic, which may be the nestedness driver. Again, nestedness emerged in

ecotones where the richer region was closest to the pole than the poorer region. That is the case of the transition of Atlantic Forest to Caatinga in Brazil, a region where the richness gradient clearly does decrease with increasing latitude. The result of the present study adds that the species shared by both biomes are lost gradually from the Atlantic Forest to the Caatinga, promoting the nested pattern in the region.

In the east-west direction, nestedness emerged in transition between tropical forests to Chaco, revealing again an ordered loss of common species from one biome to another. I also found high nestedness in Andes, which could be explained by the altitudinal gradient that exists in this direction. However, Herzog *et al.* (2005) found in their study carried out in Bolivian Andes a peak of species turnover at 750-1250 m, highlighting the existence of two distinct faunas, one typical of lowlands and other typical of highlands. This contrasting result could be a metric artefact, since Herzog *et al.* (2005) used the Sorensen dissimilarity index to measure turnover, but it is consensus now in the literature that this index accounts for the total beta diversity (e.g. Baselga 2010, Carvalho *et al.* 2012), and not for the turnover component. It is also important to highlight that the scale used in the present work only covers three degree wide regions. So it does not compare the whole Andean fauna, but adjacent faunas, and for adjacent faunas the loss of species is ordered from the east to the west.

High nestedness was found for the west-east direction in transitions between Amazon Rainforest and Cerrado and Cerrado and Caatinga. Nestedness in ecotones was a consistent pattern along the results and emerged in all directions since there was a richness difference between biomes in those directions. In west-east direction, nestedness was high in Amazon Rainforest, which was a surprisingly result. It is known that the riverine barriers in Amazon promoted zones of diversification (Aleixo 2007, Ribas *et al.* 2012) so I would expect high

turnover around riverine regions instead of nestedness. Nevertheless, the results point nestedness and also the direction, and investigating mechanisms driving an ordered loss of species from western to eastern Amazon could be a perspective for future studies.

Contrary to the expected, the maps of beta diversity partition did not show the predominance of the dissimilarity due to richness differences in latitudinal gradients nor the predominance of the turnover component of beta diversity in longitudinal gradients. Since this methodology is not directional such as the NODF it may merge the opposite patterns of equator-poles and poles-equator latitudinal bands and west-east and opposite patterns of east-west longitudinal bands, promoting mixed and unclear patterns on the maps.

The present study produced patterns, such as the nestedness in some regions due to glaciations and post recolonization, that have been lately explored in the literature (Hortal *et al.* 2011, Dobrovolsky *et al.* 2012, Fattorini & Baselga 2012), and also patterns that have not called many attention yet, such as nestedness in pole-equator direction and in both longitudinal directions. It can be useful to point potential regions to investigate nestedness and its underlying mechanisms.

REFERENCES

- Aleixo, A. (2007) Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of amazonian diversification. *Evolution*, **58**, 1303-1317.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães-Jr, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227-1239.

- Almeida-Neto, M., Frensel, D.M.B. & Ulrich, W. (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 772-777.
- Andrew, M.E., Wulder, M.A., Coops, N.C. & Baillargeon, G. (2012) Beta-diversity gradients of butterflies along productivity axes. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 352-364.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1223-1232.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P. & Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 760-771.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Borges, P.A.V., Schmera, D. & Podani, J. (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, **122**, 825-834.
- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F.A.S. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012) Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 191-197.
- Fattorini, S. & Baselga, A. (2012) Species richness and turnover patterns in European tenebrionid beetles. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 331-345.
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606-2621.

- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992) Beta diversity on geographical gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 151-158.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Diniz-Filho, J.A.F. (2003) Productivity and history as predictors of the latitudinal gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608-1623.
- Herzog, S.K., Kessler, M. & Bach, K. (2005) The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*, **28**, 209-222.
- Hortal, J., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.A., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Rangel, T.F., Hawkins, B.A. & Lobo, J.M. (2011) Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, **14**, 741-748.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 966-979.
- 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.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Busch, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Nead, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315-331.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G, Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Patterson, B.D., Ceballos, G., Sechrest, W., Tognelli, M.F., Brooks, T., Luna, L. Ortega, P., Salazar, I. & Young, B.E. (2005) Digital distribution maps of the mammals of the western hemisphere, version 2.0. *NatureServe*, Arlington, Virginia.
- Qian, H., Ricklefs, R.E. & White, P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, **8**, 15-22.
- Qian, H.R. & Ricklefs, R.E. (2007) A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, **10**, 737-744.
- Ribas, C.C., Aleixo, A., Nogueira, A.C.R., Miyaki, C.Y. & Cracraft, J. (2012) A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B*, **279**, 681-689.
- Ridgely, R.S., Allnutt, T.F., Brooks, T., McNicol, D.K., Mehlman, D.W., Young, B.E. & Zook, J.R. (2005) Digital distribution maps of the birds of the western hemisphere, version 2.1. *NatureServe*, Arlington, Virginia.
- Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-Filho, J.A.F. (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**, 2536-2544.
- Schmera, D. & Podani, J. (2011) Comments on separating components of beta diversity. *Community Ecology*, **12**, 153-160.
- Simpson, G.G. (1964) Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, **13**, 57-73.
- Srinivasan, U., Tamma, K. & Ramakrishnan, U. (2014) Past climate and species ecology drive nested species richness patterns along an east-west axis in the Himalaya. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 52-60.

Svenning, J.-C., Flojgaard, C. & Baselga, A. (2011) Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 393-402.

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

Ulrich, W. & Almeida-Neto, M. (2012) On the meaning of nestedness: back to the basics. *Ecography*, **35**, 865-871.

Appendix S1

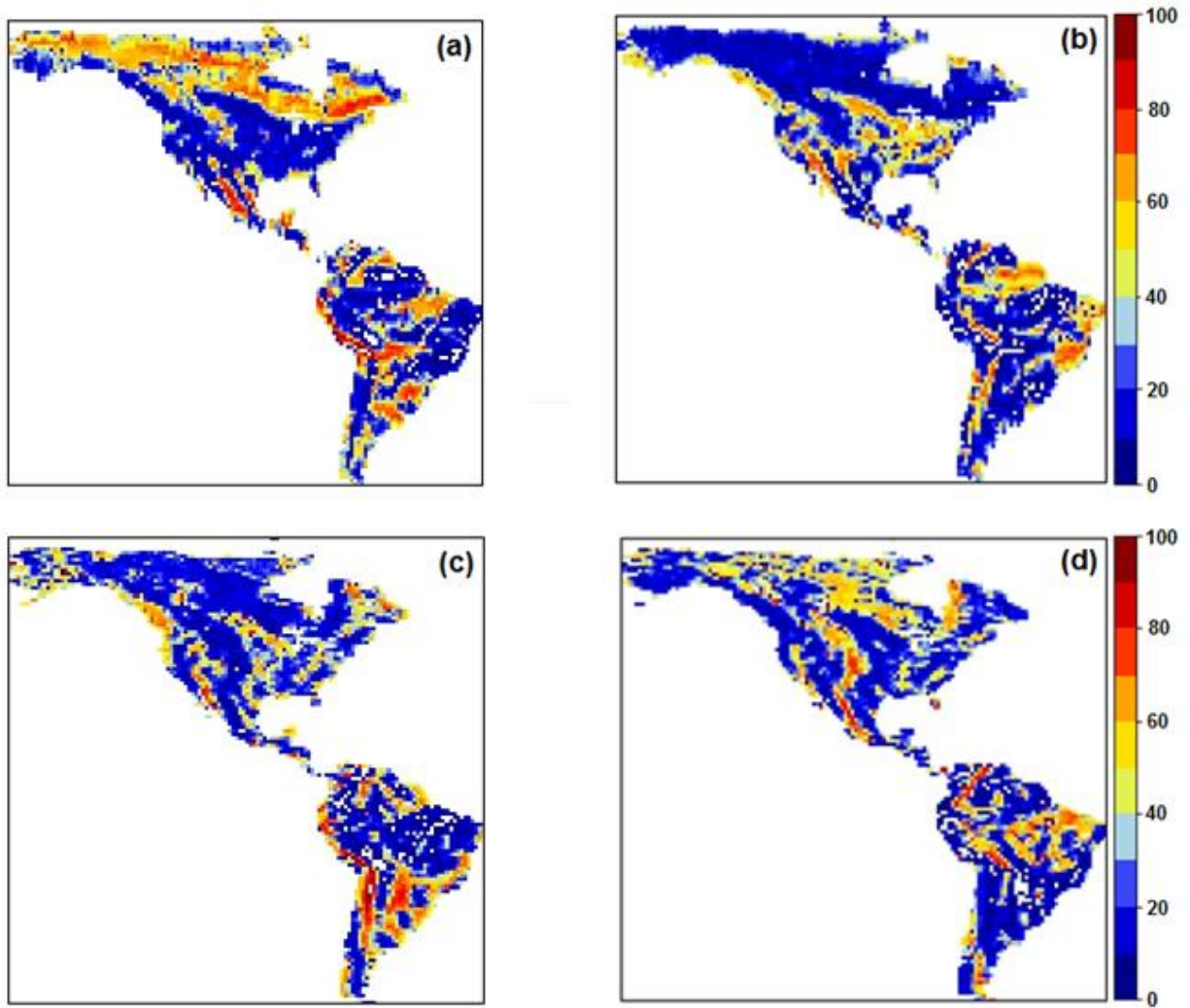


Figure S1 – z values for Birds. a) Equator-poles direction, b) Poles-equator direction, c) East-west direction, d) West-east direction

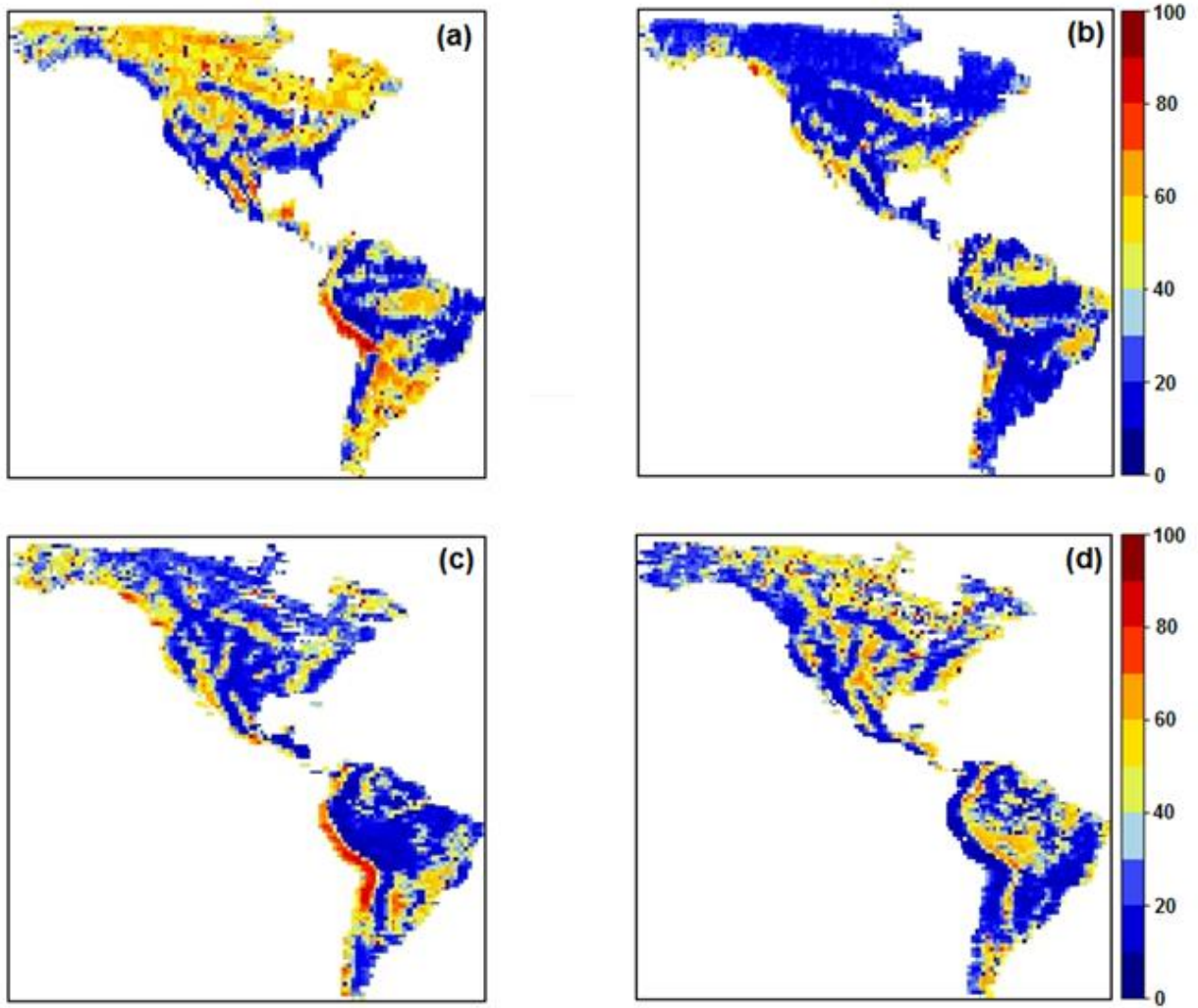


Figure S2 – z values for Mammals. a) Equator-poles direction, b) Poles-equator direction, c) East-west direction, d) West-east direction

CONCLUSÃO GERAL

O aninhamento é um padrão de distribuição relativamente comum em comunidades. Ainda, mais interessante do que estudá-lo individualmente é estudar os processos subjacentes a ele. No presente trabalho é evidente que o aninhamento emerge desde escalas bastante locais, como de trechos de corredeiras em riachos a escalas globais, ao longo de gradientes latitudinais e longitudinais. Porém, os mecanismos subjacentes à perda ou ganho ordenado de espécie gerando aninhamento são diversos e dependentes da escala.

A métrica NODF tem uma propriedade muito interessante para medir o aninhamento, pois pressupõe a ordenação dos sítios à priori, de acordo com uma hipótese que indique a direção da perda ou do ganho de espécies. Utilizar essa métrica complementarmente às métricas de partição de diversidade beta pode ser promissor principalmente para melhor entendimento da porção da diversidade beta devido à diferença de riqueza.