UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“Biodiversidade em microescala: uma perspectiva para a ecologia de sistemas lóticos”

Ricardo Cardoso Leite

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA

RIBEIRÃO PRETO -SP

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“Biodiversidade em microescala: uma perspectiva para a ecologia de sistemas lóticos”

Ricardo Cardoso Leite

Orientador: Prof. Dr. Pitágoras da Conceição Bispo

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA

RIBEIRÃO PRETO -SP

2014

Ficha Catalográfica

Cardoso-Leite, R.

Biodiversidade em microescala: uma perspectiva para a ecologia de sistemas lóticos/ Ricardo Cardoso Leite. Ribeirão Preto, SP, 2014.

108p., 30cm.

Orientador: Dr. Pitágoras da Conceição Bispo

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências, Área Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/ Universidade de São Paulo.

1. Amostragem 2. Hidráulica 3. Metacomunidade 4. Macroinvertebrados aquáticos 5. Escala espacial

Oração dos Druidas

"Dá-me, ó! Deus, teu apoio e com teu apoio, a força, e com a força, a compreensão; e com a compreensão, a ciência; e com a ciência, o conhecimento daquilo que é justo; e com o conhecimento daquilo que é justo, o poder de amá-lo; e o amando, o amor de toda coisa vivente e em toda coisa vivente, o amor de Deus - de Deus e de toda bondade."

Agradecimentos

Se hoje apresento esta tese, devo agradecer às pessoas e instituições que foram fundamentais para este trabalho. Começo pelas duas pessoas que foram as responsáveis pelo meu ingresso no doutorado. Primeiramente ao Professor Dr. Pitágoras da Conceição Bispo pela oportunidade, ensinamentos, amizade, ajuda, paciência e exemplo de conduta. Em segundo lugar, agradeço à Renata Andrade Cavallari, secretária do programa de pós-graduação, que com sua extrema competência e boa vontade viabilizou este doutorado. Sem seu profissionalismo exemplar, a burocracia teria impedido meu ingresso, negado a bolsa de estudos, e forçado a uma saída pouco honrosa.

Agradeço ao Aurélio Fajar Tonetto, Marcos Carneiro Novaes e Dr. Rhainer Guillermo Ferreira por toda a ajuda que recebi, seja no cumprimento das disciplinas, auxílio da coleta, publicação de trabalhos ou desenvolvimento da parte teórica do projeto. Também agradeço a meu pai, Juraci Pereira Leite, que deixou seu trabalho para ser motorista, cozinheiro, ajudante e garantir a logística da excursão para a coleta dos organismos. Sem seu apoio e sua prontidão, este trabalho não teria sido possível. Os auxiliares de trabalho de campo também não podem ser esquecidos. Obrigado a Rafael Gandolfo da Silva e a Thiago Everton Vecchi pela ajuda fundamental. Agradeço também aos funcionários do Parque Estadual de Intervales pelo apoio e atenção. Obrigado aos Dr. Cleto Kaveski Peres e Dr. Gustavo Rincón Mazão pelas discussões e ensinamentos que serviram de embrião para este projeto. Agradeço à CAPES, pela bolsa de estudos e à FAPESP, pelo financiamento do trabalho (Proc. 09/53233-7). Também agradeço ao Professor Dr. Fábio Santos do Nascimento e a Dra.

Marlene Sofia Arcifa pela supervisão e ensinamentos transmitidos durante o estágio PAE.

Por fim agradeço a todos que ajudaram, participaram, torceram, admiraram ou aperfeiçoaram o trabalho de alguma forma. Agradeço à família e os amigos. Todos que me apoiaram neste projeto, parte importante da minha vida. Agradeço aos bons professores que tive, assim como, aos quase desconhecidos que me incentivaram a sempre estudar. Agradeço por cada sorriso, cada gesto de apoio e cada momento de atenção. Agradeço à Cecília, minha fiel companheira peludinha. Agradeço, sobretudo, às mulheres da minha vida. Mãe, Fabi e Tuca muito obrigado pelo apoio/cobrança incondicionais.

Sumário

Resumo 9
Abstract 10
Capítulo 1 – Introdução: por que microescala? 12
1.1. A biodiversidade dos ambientes lóticos 12
1.2. Escalas espaciais e sua importância para o estudo de riachos 13
1.2.1. Representação das Escalas Espaciais 15
1.3. Referências Bibliográficas 16
Capítulo 2 - Amostragem em microescala para a avaliação da biodiversidade 19
2.1. Introdução 19
2.2. Materiais e métodos 22
2.2.1 Área do estudo e período de coleta 22
2.2.2. Mapeamento geográfico das amostras 23
2.2.3. Metodologia de amostragem 23
2.2.4. A coleta do material biológico e substrato 24
2.2.5. Fatores ambientais 24
2.2.6. Análise de dados 26
2.2.6.1. Estimadores de riqueza e tamanho amostral suficiente (TAS) 26
2.2.6.2. Amostragem Aleatória X Amostragem Categórica 27
2.2.6.3. Corredeira x Remanso 29
2.3. Resultados 30
2.3.1. Características da Fauna 30
2.3.2. Estimadores de riqueza e Tamanho Amostral Suficiente (TAS) 32
2.3.3. Amostragem Aleatória X Amostragem Categórica 33
2.3.4. Remanso X Corredeira 36
2.4. Discussão 41
2.5. Referências Bibliográficas 47
Capítulo 3 – O resgate de uma dimensão negligenciada: compreendendo as variáveis hidráulicas em microescala 50
3.1. Introdução 50
3.2. Metodologia 52
3.2.1. Variáveis hidráulicas e escala espacial 52

3.2.2.Cálculo das Variáveis Hidráulicas 53
3.2.2.1. Número de Froude 55
3.2.2.2. Número de Reynolds 55
3.2.2.3. Reynolds rugoso 56
3.2.2.4. Reynolds rugoso adaptado para métricas de microhabitat. 57
3.2.2.5. Representação da condição hidráulica 57
3.2.3. Cálculo das métricas referentes à fauna 59
3.2.4. Análise dos dados 59
3.3. Resultados 61
3.3.1. Relações entre as variáveis hidráulicas 62
3.3.2. Relações entre as variáveis hidráulicas e a fauna 64
3.3.2.1. Desempenho das variáveis hidráulicas em relação à abundância 64
3.3.2.2. Desempenho das variáveis hidráulicas em relação à riqueza 65
3.3.2.3. Desempenho das variáveis hidráulicas quanto a sua capacidade preditiva 65
3.3.3. A influência das escalas espaciais nas relações da biodiversidade com as variáveis hidráulicas 66
3.3.3.1. Influência do tipo de Mesohabitat 66
3.3.3.2. Influência da escala para o cálculo das variáveis hidráulicas 66
3.4. Discussão 68
3.5. Referências Bibliográficas 74
Capítulo 4 – Metacomunidades em microescala: uma nova perspectiva para o estudo da biodiversidade de sistemas lóticos? 77
4.1 Introdução 77
4.2 Materiais e métodos 82
4.2.1. Análise dos Dados 82
4.3. Resultados 84
4.4. Discussão 88
4.5. Referências Bibliográficas 91
Considerações finais 95
Apêndice 1 – O Amostrador de Microhabitat 98
Apêndice 2 – A régua de irregularidade 104
Apêndice 3 - Calculando a dimensão Fractal do Microhabitat (D) 107

Resumo

Este trabalho enfatizou as escalas espaciais de microhabitat e de mesohabitat para investigar como a fauna de macroinvertebrados aquáticos é influenciada pelas variáveis ambientais e espaciais. O primeiro capítulo trás uma visão geral da aplicabilidade das escalas de microhabitat e de mesohabitat ao avaliar a estrutura da fauna e, também, demonstra que a composição do substrato influencia a composição faunística. No segundo capítulo, realizamos uma avaliação da suficiência amostral e comparamos a diversidade alfa e beta entre métodos de coleta e entre diferentes mesohabitats. No terceiro capítulo avaliamos diferentes variáveis hidráulicas e suas relações com a abundância de indivíduos e a riqueza de táxons considerando as escalas espaciais de microhabitat e mesohabitat. Observamos que as condições hidráulicas foram importantes na estruturação da comunidade de macroinvertebrados, influenciando positivamente a abundância de indivíduos e negativamente a riqueza de táxons nos microhabitats. No quarto capítulo nos baseamos na teoria de metacomunidades para compreender a influência das variáveis ambientais e espaciais na estruturação da fauna em uma perspectiva de microescala. Além da esperada importância do ambiente para a microdistribuição dos organismos, identificamos uma forte influência do espaço na estruturação da fauna. Nossos resultados demonstraram que a fauna de macroinvertebrados aquáticos é estruturada pela composição do substrato, condições hidráulicas e fatores espaciais, todas estas condições perceptíveis na escala do microhabitat. Deste modo, a microescala pode ser considerada como uma perspectiva válida para o estudo de ecologia de riachos.

Abstract

We focused on the microhabitat and the mesohabitat spatial scales to investigate the environmental and spatial features influence on aquatic macroinvertebrate fauna. The first chapter brings an overview about the microhabitat and mesohabitat applicability to evaluate the fauna structure. Likewise, it shows the substrate influence on the fauna composition. In the second chapter, we evaluate the sampling sufficiency and compare the alpha and beta diversity among the sampling methods and mesohabitats. In the third chapter we evaluated the hydraulic features and its relationships with abundance and richness considering the microhabitat and mesohabitat spatial scales. Our results show that the hydraulic conditions have influence on macroinvertebrate community structure, showing a positive relationship with abundance and negative with microhabitat richness. In the fourth chapter, we applied the metacommunity theory in the microhabitat scale to understand the hole of environmental and spatial features on the community structure. Further than the expected environmental influence on organisms' microdistribution, we identified a strong spatial influence on the fauna structure. Our results showed that the aquatic macroinvertebrate fauna was structured by the substrate composition, hydraulic conditions and spatial features. All this conditions are noticeable on microhabitat spatial scale. Accordingly, the microhabitat scale can be considered as an effectual perspective to the stream ecology.

CAPÍTULO 1

Introdução: por que microescala?

Capítulo 1 – Introdução: por que microescala?

1.1. A biodiversidade dos ambientes lóticos

Ambientes lóticos são capazes de sustentar uma grande biodiversidade. Além de favorecer o desenvolvimento da fauna e da flora no seu entorno, seu leito representa um ambiente distinto e heterogêneo que pode servir como habitat para muitos organismos aquáticos, dentre os quais, podemos destacar os macroinvertebrados, que são críticos para manter a integridade funcional destes ecossistemas (WALLACE & WEBSTER,, 1996). Como riachos são corpos d´água de pequeno porte, normalmente oligotróficos, nestes ambientes podem haver restrições ao estabelecimento de organismos maiores, como, por exemplo, uma grande comunidade de peixes. Deste modo, os macroinvertebrados, e dentre estes, principalmente os insetos aquáticos, ocupam um papel central devido sua grande diversidade de hábitos alimentares e comportamentais, ocupando quase todos os habitats disponíveis dentro de um riacho (MERRIT & CUMMINS, 1996). Neste contexto, a estrutura do habitat tem sido reconhecida como um importante fator determinante da diversidade e composição local de macroinvertebrados aquáticos em riachos (REICE, 1980; MINSHALL, 1984)

1.2. Escalas espaciais e sua importância para o estudo de riachos

Na literatura, é comum encontrarmos estudos que tratam os riachos como estruturas hierárquicas que podem ser avaliadas em diferentes escalas espaciais. Apesar do reconhecimento dos sistemas lóticos como uma rede hierárquica com grande variabilidade em todas as escalas (HEINO, 2009), os trabalhos sobre riachos são geralmente baseados na escala do "trecho". Esta escolha não aconteceu por acaso, o uso desta escala é recorrente porque ela pode ser acessada por uma pessoa que vai até a margem e observa o riacho, podendo avaliar visualmente um trecho de aproximadamente 100 m. De maneira simplificada, podemos dizer que acima da escala de trecho, utilizam-se as escalas de tributário, que considera todo o riacho, e da bacia de drenagem, que considera o conjunto de tributários interligados entre si. Abaixo do trecho, temos as seções, os mesohabitats (que geralmente são diferenciados como as corredeiras e os remansos) e os microhabitats, a menor escala (FRISSEL, 1986).

A corrente de pensamento mais difundida no estudo de macroinvertebrados aquáticos de riacho, ilustrada pela revisão sobre o tema feita por COOPER *et al*. (1998), considerava que as escalas menores que a do trecho não precisavam ser consideradas para os estudos que envolvessem comparações entre faunas de diferentes corpos d'água ou diferentes bacias de drenagem, por possuírem uma baixa interferência nas escalas maiores. Ao mesmo tempo em que a comunidade científica estava focada nas escalas maiores, foi constatada variabilidade significativa na fauna de insetos aquáticos entre trechos de riachos de mesma ordem, entre seções de um mesmo trecho, entre corredeiras de uma mesma seção e entre grupo de pedras de uma mesma corredeira (DOWNES *et al*., 1993). Para os ambientes tropicais, foi constatada a mesma

variabilidade significativa para a estrutura da comunidade seguindo o padrão de escalas utilizado no trabalho anterior (BOYERO & BAILEY, 2001). Estes dois trabalhos ilustram a frequência com que estudos considerando as escalas menores foram produzidos. Observando a literatura, não encontramos um marco claro, mas por volta da década dos anos 2000, um número crescente de trabalhos que consideraram a escala de mesohabitat foi realizado, mostrando que, nesta escala, há uma variabilidade significativa entre as comunidades (e.g. ROQUE & TRIVINHO-STRIXINO, 2001; CRISCI-BISPO *et al*., 2007).

Atualmente, considerando a literatura, o conhecimento não é tão escasso como na década passada, mas ainda há muitos temas da ecologia de riachos que podem ser investigado por esta perspectiva. Quanto à microescala, esta permanece negligenciada, com poucos trabalhos. Destes poucos, a maioria trata de experimentação, sendo poucos os estudos que investigam o ambiente e a dinâmica natural dos riachos nesta escala. Além da pouca informação disponível, esta muitas vezes não pode ser comparada entre os diferentes trabalhos devido à arbitrariedade ao se adotar uma microescala. Um exemplo disto é que, enquanto alguns chamam de microescala uma área de amostrador de 0,07 m^2, (e.g. BROOKS *et al.*, 2005), no presente trabalho utilizaremos uma de 0,007 m^2. Isto é compreensível pela amplitude das definições que delimitam as grandezas destas escalas e ausência de convenções que padronize algumas métricas como referência para futuros trabalhos.

1.2.1. Representação das Escalas Espaciais

As escalas espaciais são definidas arbitrariamente por quem analisa o espaço. Normalmente, a decisão de qual escala será utilizada se baseia na correspondência da métrica com a realidade do objeto em estudo. Em seu trabalho, quando propõe referências para as escalas espaciais para riachos de segunda e terceira ordens (*sensu* STRAHLER, 1957), FRISSELL *et. al* (1986) estabelecem os sistemas de riacho (10 km), segmento (1 km), alcance (100 m), remanso/corredeira (10 m), microhabitat (1m).

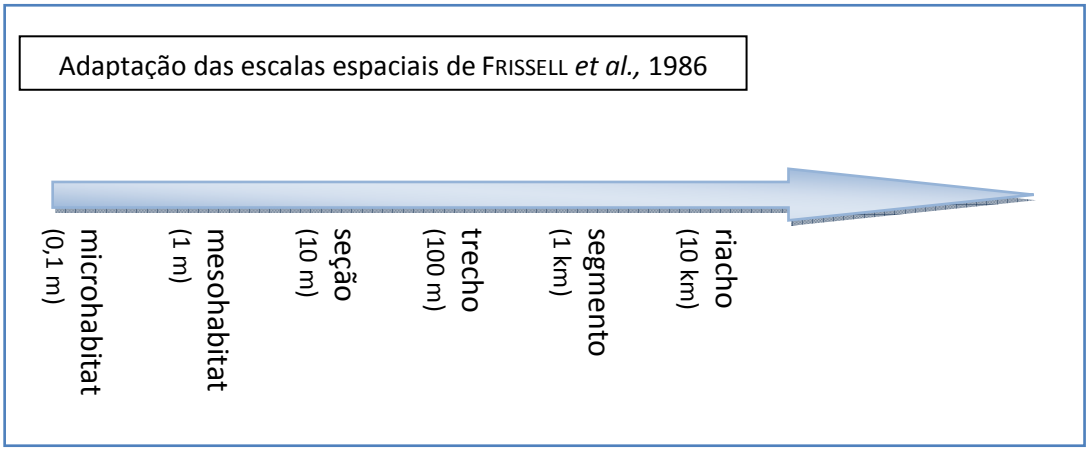


Figura 1.1 - Gráfico representando as dimensões das escalas espaciais adotadas neste trabalho.

Para utilizar estas escalas realizamos uma adaptação, substituindo os sistemas de remanso/corredeira pela "seção". Também adicionamos a categoria mesohabitat, referindo-se às corredeiras e remansos, em uma escala de 1 m. Por fim, deslocamos a escala de microhabitat para a dimensão de 0,1 m. Microhabitats são definidos como manchas (*patches*) localizadas dentro dos mesohabitats e caracterizadas por um substrato relativamente homogêneo (FRISSELL *et. al,* 1986). Neste sentido, adaptamos

esta escala para que representasse de maneira mais eficaz o substrato. Também é nesta escala que os macroinvertebrados aquáticos interagem com o ambiente. A escala adotada, adaptada de FRISSELL *et. al* (1986) pode ser encontrada na *Figura 1.1.* Deste modo, reconhecida a importância da micro e mesoescala, estas serão o foco das investigações sobre as relações da microdistribuição da fauna com o substrato, com as condições hidráulicas e com o espaço apresentadas nos próximos capítulos.

1.3. Referências Bibliográficas

Boyero, L., & Bailey, R. C. (2001). Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. *Hydrobiologia*, *464*(1-3), 219-225.

Brooks, A. J., Haeusler, T. I. M., Reinfelds, I., & Williams, S. (2005). Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, *50*(2), 331-344.

Cooper, S. D., Diehl, S., Kratz, K. I. M., & Sarnelle, O. (1998). Implications of scale for patterns and processes in stream ecology. *Australian Journal of Ecology*, *23*(1), 27-40.

Crisci-Bispo, V. L., Bispo, P. C., & Froehlich, C. G. (2007). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in litter in a mountain stream of the Atlantic Rainforest from Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*,*24*(3), 545-551.

Downes, B. J., Lake, P. S., & Schreiber, E. S. G. (1993). Spatial variation in the distribution of stream invertebrates: implications of patchiness for models of community organization. *Freshwater Biology*, *30*(1), 119-132.

Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E., & Hurley, M. D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental management*, *10*(2), 199-214.

Heino, J. (2009). Biodiversity of aquatic insects: spatial gradients and environmental correlates of assemblage-level measures at large scales. *Freshwater Reviews*, *2*(1), 1-29.

Merritt, R. W., & Cummins, K. W. (Eds.). (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall Hunt.

Minshall, G. W. (1984). Aquatic insect-substratum relationships. In 'The Ecology of Aquatic Insects'.(Eds V.H. Resh and D. M. Rosenberg.) pp. 358-400.

Reice, S. R. (1980). The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. *Ecology*, 580-590.

Roque, F. O. & Trivinho-Strixino, S., (2001). Benthic macroinvertebrates in mesohabitats of different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos, SP) – *Acta Limnologica Brasiliensis* 13(2), 69-77.

Strahler, A. N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Civ. Eng*, *101*, 1258-1262.

Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology*, *41*(1), 115-139.

CAPÍTULO 2

Amostragem em microescala para a avaliação da biodiversidade

Capítulo 2 - Amostragem em microescala para a avaliação da biodiversidade

2.1. Introdução

Enquanto muitos trabalhos considerando organismos com maior mobilidade, como peixes, podem ser avaliados em escalas maiores, em algumas áreas de pesquisa, como a ecologia de periphyton, a microescala, ou níveis ainda menores, podem ser utilizados para suas análises, dada a importância do substrato para estes organismos. A seleção da escala espacial a ser utilizada, tanto para a amostragem quanto para a análise da fauna, depende do objeto em estudo. Para os macroinvertebrados aquáticos, os trabalhos geralmente avaliam o trecho, com coletas feitas com amostradores de tamanho intermediário entre as escalas de mesohabitat e microhabitat (Figura 1.1). O amostrador mais comum, geralmente tem tamanho aproximado de 30 x 30 cm ou outro equivalente em área (BOYERO, 2003). Por outro lado, em riachos de baixa ordem, que é o foco do presente trabalho, a heterogeneidade do substrato pode significar que mais do que uma única técnica de coleta seja necessária para avaliarmos com maior precisão estes ambientes (CLARKE *et al*., 2008).

Considerando que em riachos as características ambientais podem mudar em poucos centímetros de distância, uma área de 0,09 m^2 (área tradicional do amostrador

de Surber) pode conter elementos que caracterizem diferentes habitats. Deste modo, a redução da área de um amostrador permitiria reduzir a heterogeneidade de fatores ambientais dentro de uma amostra. Assim, realizar coletas na escala de microhabitat seria recomendado para investigar ambientes com grande heterogeneidade de substrato como são os riachos.

Para os macroinvertebrados aquáticos, o número de trabalhos nesta escala está aumentando nas últimas décadas e os microhabitats os quais habitam estão deixando de ser negligenciados. Os resultados destes geralmente revelam influências significativas de elementos detectados na microescala sobre a estrutura da fauna (BROOKS *et al.,* 2005). Apesar do crescente conhecimento na área, o número de trabalhos está longe de avaliar com precisão quais as respostas podem ser obtidas neste nível. Podemos considerar que muitas vezes, os pesquisadores ainda estão aprimorando seus métodos para conseguir mensurar uma dimensão pouco explorada. Os estudos mais comuns nesse sentido são os que avaliam a heterogeneidade/complexidade do substrato, geralmente com caráter experimental, os quais têm trazido resultados relevantes para o entendimento da estrutura da comunidade de insetos aquáticos (DOWNES *et al*., 1998; ROBSON & BARMUTA, 1998; BOYERO, 2003; TANIGUCHI *et al*., 2003; TANIGUCHI & TOKESHI, 2004). A heterogeneidade/complexidade do substrato é um fator importante que tem uma forte influência na distribuição e abundância das comunidades de insetos aquáticos (BOND *et al.,* 2000) e está relacionada com os arcabouços teóricos que buscam explicar a distribuição espacial dos organismos nestes ambientes.

Considerando o tamanho do amostrador, a possibilidade de se amostrar zonas de interface entre habitats distintos e a importância do substrato, podemos considerar qual seria o método adequado de amostragem para se trabalhar na microescala. Considerando o método aleatório de amostragem, o sorteio dos locais a serem coletados possibilitou que zonas de interface sejam amostradas. Além disso, tipos de microhabitats que ocorrem com pouca frequência nos riachos podem ficar de fora da amostragem. Considerando métodos categóricos, onde o coletor interpreta os dados do substrato e seleciona uma área representativa a ser coletada, a possibilidade de amostrar muitas zonas de interface é menor, e a de amostrar os tipos de microhabitats que são pouco representados, é maior. As nuances que diferem estas duas metodologias de amostragem fazem parte dos ajustes que ainda são realizados para se trabalhar na microescala e, dependendo das características da comunidade e do ambiente, podem resultar em coleções de fauna diferentes impactando a análise da biodiversidade.

A diversidade biológica de uma região é chamada de diversidade *gamma* e pode ser dividida em dois componentes: a) a diversidade *alpha*, que é a que ocorre dentro dos locais, geralmente representadas pela riqueza de táxons; e b) a diversidade *beta*, que pode ser representada pelas variações da composição de fauna entre os locais (COSTA & MELO, 2008). Normalmente, na macroescala, a região corresponde à bacia hidrográfica analisada e os locais aos segmentos ou trechos dos riachos. Para o emprego desta perspectiva sobre a biodiversidade associada à microdistribuição de macroinvertebrados aquáticos, pode se considerar, por exemplo, cada microhabitat como o local, a sua riqueza de táxon como a diversidade *alpha*, as diferenças entre os

microhabitats como diversidade *beta* e a diversidade *gamma* como a riqueza de táxons encontrada para o riacho como um todo.

Investigar a microdistribuição dos macroinvertebrados nos aproxima destes organismos, pois passamos a conhecer melhor o ambiente que deve atender as necessidades de cada um deles, podendo compreender melhor quais os efeitos do ambiente sobre suas atividades e desenvolvimento. Podemos dizer que considerar a microescala, no caso dos macroinvertebrados, é se aproximar da biologia destes organismos. Neste contexto, este capítulo tem como objetivos: a) descrever e avaliar o método de coleta projetado e aplicado para a investigação da microdistribuição dos macroinvertebrados aquáticos; b) investigar a relação das características do substrato com a diversidade de macroinvertebrados aquáticos.

2.2. Materiais e métodos

2.2.1 Área do estudo e período de coleta

As coletas foram realizadas no riacho Bocaina (S: 24°16´20.1´´| W: 048°27´18.1´´) que se localiza no interior do Parque Estadual de Intervales, Estado de São Paulo. Selecionamos este local devido a suas características estruturais e de entorno. Estruturalmente este riacho apresenta uma grande alternância entre mesohabitats de remanso e corredeira, substrato heterogêneo e grande variabilidade hidráulica com repetição de elementos por todo o leito, condições de margem parecidas por toda sua extensão e sequência do leito sem entrada de afluentes. Seu

entorno, por estar inserido em uma região de preservação permanente, possui vegetação ripária bem preservada.

O Parque Estadual de Intervales está situado em uma região montanhosa de Mata Atlântica com clima chuvoso na maior parte do ano. Como chuvas em grande quantidade podem alternar drasticamente as características hídricas de riachos de pequeno porte, tal qual o Bocaina, monitoramos a incidência de chuvas na região para garantir que a trabalho de campo ocorresse após 30 dias de estiagem. Ao satisfazer esta condição, realizamos a amostragem no final do mês de setembro de 2011.

2.2.2. Mapeamento geográfico das amostras

Antes de iniciar a coleta dos organismos, firmamos arbitrariamente um marco zero na margem do riacho. Este ponto foi a referência geográfica para registrar o posicionamento exato em que cada amostra foi coletada. A partir do marco zero, definimos dois eixos, um em direção à montante do riacho, chamado de “x”, e, perpendicularmente a este, o eixo “y”. A cada amostra realizada, registramos quanto esta distava dos dois eixos, assim, representando o posicionamento de cada microhabitat em um plano cartesiano.

2.2.3. Metodologia de amostragem

A seleção dos locais que seriam amostrados dentro do riacho ocorreu seguindo dois métodos distintos: a) aleatório - a cada 0,5 m, estabelecemos transecções

perpendiculares à direção do fluxo da água, que eram divididos em dez frações, e coletamos no centro da fração sorteada. b) categórico - a cada 3 m estabelecemos as transecções tal qual o método anterior, no entanto, a coleta foi realizada na fração que melhor representava o substrato do riacho naquele fragmento.

2.2.4. A coleta do material biológico e substrato

Nós coletamos os macroinvertebrados aquáticos utilizando um amostrador de microhabitat, descrito em detalhes no *Apêndice 1*. Em cada unidade amostral, uma área de 10 cm de diâmetro foi isolada pelo amostrador, o material do entorno foi retirado e o material preso em seu interior foi coletado com o auxílio de uma rede D com malha de 250 µm. O material coletado foi armazenado em potes plásticos identificados com um código e fixados em formalina (5%). No laboratório, nós realizamos a triagem utilizando um microscópio estereoscópico. Os organismos encontrados foram identificados até o menor nível taxonômico possível, geralmente sendo classificados em morfoespécies.

2.2.5. Fatores ambientais

Associado a cada unidade amostral, nós registramos a velocidade da água, a profundidade, a distância da margem, a irregularidade, composição do substrato e o mesohabitat no qual estava inserido. A velocidade média da água foi registrada com o auxílio de um fluxômetro eletrônico (*Soft*), imediatamente abaixo da superfície da

água (V) e próxima ao substrato (V_2). Com o auxílio de trenas e réguas, registramos a profundidade do ponto de amostragem, a distância para as margens esquerda e direita em uma seção perpendicular à direção do fluxo da água e a menor distância até uma das margens. Nós avaliamos também a irregularidade do substrato utilizando uma régua de irregularidade, a qual é apresentada em detalhes no *Apêndice 2*. Para obter as dez medidas de profundidade da régua, o eixo principal do artefato foi posicionado paralelamente à superfície e ao fluxo da água e com a extremidade posterior posicionada perpendicularmente ao centro do local de amostragem. Em seguida, as réguas acessórias foram baixadas uma a uma até que se encostassem ao substrato. As dez medidas de profundidade foram registradas e o desvio padrão de sua média foi o valor adotado como a medida de irregularidade representativa de cada microhabitat.

A composição do substrato coletado também foi registrada em categorias. Associado a cada microhabitat, identificamos os tipos de substratos que representavam pelo menos 20 % da composição da arquitetura do microhabitat. As categorias utilizadas para caracterizar o substrato foram: argila, areia, cascalho fino, cascalho grosso, matacão, rocha, folhiço, sedimento e raízes. Após registrarmos a composição do substrato, a quantidade de matéria orgânica disponível no microhabitat foi classificada de acordo com cinco categorias, escalonadas de 1 (ausência de matéria orgânica visível) a 5 (grande acúmulo de folhiço e sedimento orgânico).

A última variável registrada em campo durante a coleta de material foi categórica e diz respeito ao tipo de mesohabitat no qual a amostragem foi realizada. Considerando características como velocidade e tipo de substrato, cada microhabitat

foi identificado como pertencente a um tipo de mesohabitat: corredeira ou remanso. Além dos fatores ambientais registrados para cada amostra, caracterizamos o riacho quanto às características da água registrando as medições das variáveis condutividade, oxigênio dissolvido, pH e temperatura. Para isso utilizamos uma sonda multiparâmetros (*Horiba*).

2.2.6. Análise de dados

Para melhor conhecer a diversidade de macroinvertebrados aquáticos do riacho Bocaina, consideramos a abundância de indivíduos, a riqueza de táxons e a composição da fauna. Avaliamos estes fatores para o conjunto de dados formado por todas as amostras e, na sequência, realizamos novas análises estabelecendo comparações entre dois conjuntos de dados. A primeira comparação foi realizada com as amostras classificadas conforme os tipos de métodos de coleta adotados (aleatório e categórico) e a segunda conforme os dois tipos de mesohabitat (corredeira e remanso). Os métodos adotados nestas análises serão detalhados adiante.

2.*2.6.1. Estimadores de riqueza e tamanho amostral suficiente (TAS)*

Como adotamos em nossa coleta de material biológico um novo tipo de amostrador, é pertinente buscar estabelecer alguns parâmetros para a sua utilização, como, por exemplo, o número de amostras suficientes para representar a riqueza de táxons de um local. Buscando esta informação, investigamos o comportamento do incremento da riqueza de táxons conforme aumentamos o número de amostras. Um

tamanho amostral suficiente (*TAS)* confiável pode ser estabelecido em comunidades bem conhecidas e que apresentem curvas que tendem à estabilização, pré-requisitos estes que foram atendidos neste trabalho.

O primeiro passo para determinar o *TAS* foi construir uma curva de acúmulo de riqueza média usando o conjunto de dados relativo a todas as 218 amostras coletadas. Com o auxílio do software EstimateS (versão 8.0) realizamos 500 reamostragens aleatórias para construir a chamada curva do coletor que representa a riqueza de táxons observada. O segundo passo foi construir curvas a partir dos estimadores de riqueza *Bootstrap, Chao1, Chao2, Jacknife1* e *Jacknife2.* Com estes dados selecionados, o estimador que apresentou o melhor desempenho, isto é, estimou a riqueza total observada com o menor número de amostras foi adotado para o estabelecimento do *TAS*, que foi representado pelo número de amostras necessárias para que o estimador adotado alcance a riqueza total observada.

2.2.6.2. Amostragem Aleatória X Amostragem Categórica

Realizamos uma série de avaliações para os conjuntos de dados faunísticos obtidos pelos dois métodos distintos de amostragem (*ver Seção 2.2.3*) investigando se existem diferenças significativas para os atributos da comunidade considerados em nossas análises. Começamos pela avaliação da abundância média e a riqueza observada média das amostras pertencentes a cada um dos conjuntos de dados. Para isso realizamos testes *t* para verificar a existência de diferenças significativas entre as médias.

Em seguida construímos curvas de acúmulo de riqueza para os conjuntos de dados que representam todas as amostras e cada um dos métodos de coleta. Também construímos curvas baseadas no estimador de riqueza *Jacknife2* para os três conjuntos de dados. As curvas construídas a partir do estimador *Jacknife2* foram criadas para investigar se os diferentes métodos de coleta afetam a projeção do estimador podendo influenciar na determinação do *TAS*. Como a influência da abundância de indivíduos conhecidamente afeta a riqueza de táxons, ao comparar conjuntos de dados com tamanhos amostrais distintos, como os citados acima, podemos encontrar resultados imprecisos. Portanto, para uma comparação confiável das riquezas entre os métodos aleatório e categórico e total das amostras, estabelecemos o método de rarefação em relação às curvas construídas. Utilizando a rarefação, adotamos o valor da riqueza alcançado pelas curvas no ponto que representa o número de amostras do conjunto de dados com o menor esforço amostral, no caso, o conjunto de dados referentes à amostragem categórica.

Em seguida, analisamos a diversidade *beta* contrapondo os dois conjuntos de dados (amostras aleatórias x amostras categóricas). Para isso calculamos a diversidade beta média a partir da forma complementar do índice de similaridade de Jaccard (*1 - Jaccard*) calculado a partir dos dados faunísticos. Realizamos testes *t* para investigar a existência de diferenças significativas entre as médias das diversidades *beta* dos dois conjuntos de dados. Utilizando os mesmos dois conjuntos de dados, mas substituindo os dados faunísticos pela presença e ausência das diversas categorias de substrato nos microhabitats coletados, fizemos análise semelhante à anterior. Novamente, avaliamos as possíveis diferenças significativas entre as dissimilaridades médias do substrato por meio de um teste *t*. O último passo realizado foi investigar se, para cada

método de coleta, a dissimilaridade da fauna está relacionada à dissimilaridade do substrato. Para isso realizamos testes de Mantel parcial (SMOUSE et al., 1986), com 5000 permutações, testando a correlação entre as matrizes de dissimilaridade de fauna, dissimilaridade de substrato, controlando as distâncias geográficas entre os pontos. As matrizes de similaridade foram construídas com o auxílio do software PAST (versão 2.02), os testes de Mantel parcial com o software NTSYS (versão 2.10t) e os testes t com o software STATISTICA (versão 7.0).

Por fim, como as diferenças ambientais entre os diferentes tipos de mesohabitat (corredeira e remanso) são reconhecidamente importantes para a fauna (ROQUE & TRIVINHO-STRIXINO, 2001; CRISCI-BISPO *et al.*, 2007), apresentamos estatística descritiva mostrando a percentagem com qual cada tipo de mesohabitat contribui para a composição do conjunto de dados referentes aos métodos de coleta aleatório e categórico.

2.2.6.3. Corredeira x Remanso

Para avaliar as possíveis diferenças entre os dois tipos de mesohabitat, seguimos basicamente o mesmo roteiro de análises adotado para comparar os dois tipos de métodos de coleta, tal qual descrito na seção anterior. A principal diferença foi a estatística descritiva realizada em relação aos *tipos de composição de substrato* (*TCS*) que compuseram as amostras. O *TCS* (e.g. areia + cascalho fino + cascalho grosso, matacão+sedimento ou areia+folhiço) que caracterizam as amostras pelas combinações de diferentes *tipos de substrato* (e.g. areia, cascalho fino, cascalho grosso, matacão, folhiço ou sedimento), tiveram sua frequência (baseada no número de amostras que apresentam a combinação específica de *tipos de substrato*)

registrada, para cada mesohabitat. Em seguida, calculamos a porcentagem que cada *TCS* representou dentro de cada um dos mesohabitats para verificar se houve dominância de algum tipo. Em seguida apresentamos uma listagem com os *TCS* mais frequentes para as corredeiras e para os remansos isoladamente.

2.3. Resultados

A extensão do trecho coletado no riacho Bocaina, se considerada a distância linear entre cada amostra pela ordem em que foram coletadas, foi de 486,44 m. O total de amostras foi de 218, sendo 132 obtidas pelo método aleatório e 86 pelo método categórico. Considerando os tipos de mesohabitats do riacho, coletamos 136 amostras na corredeira e 82 no remanso. A água do riacho Bocaina apresentou as seguintes características: pH (7,1 ± 0,12), temperatura (14,7 ± 0,8 ^{o}C), condutividade elétrica (0,108 ± 0,008 $\mu S.cm^{-1}$) e taxa de oxigênio dissolvido (8,56 ± 0,48 $mg.L^{-1}$).

2.3.1. Características da Fauna

No riacho Bocaina encontramos 1844 indivíduos distribuídos em 75 táxons. Foram registrados 56 táxons nos remansos e 64 nas corredeiras. As coletas realizadas pelo método aleatório apresentaram uma riqueza de espécies de 69 táxons e as pelo método categórico 60 táxons. Os táxons que ocorreram em apenas um dos tipos de mesohabitat ou apenas em um dos tipo de método de amostragem podem ser considerados raros, pois apresentaram, geralmente, abundâncias totais abaixo de dez indivíduos. A listagem dos táxons encontrados e sua ocorrência nos diferentes tipos de mesohabitat e métodos de coleta estão apresentados na *Tabela II.I*.

Tabela II-I - Representação da Fauna do riacho Bocaina conforme o mesohabitat e o método de coleta.

Táxon	Remanso	Corredeira	Aleatório	Categórico	Abundância	Táxon	Remanso	Corredeira	Aleatório	Categórico	Abundância
Aegla sp.1	x	x	x	x	41	*Libelullidae sp.1*		x	x		1
Aeshinidae sp.1	x	x	x	x	4	*Lopescladius sp.1*	x	x	x	x	147
Anacroneuria sp.1	x	x	x	x	5	*Macrelmis spp.*	x	x	x	x	30
Atopsyche sp.1	x	x	x	x	4	*Massartella spp.*	x	x	x	x	121
Baetodes sp.1		x	x	x	9	*Metriocnemus sp.1*		x	x		1
Beardius sp.1	x	x	x	x	37	*Nanocladius sp.1*	x	x	x	x	7
Caenis sp.1	x	x	x	x	20	*Naucoridae sp.1*		x	x	x	5
Caladomyia spp.	x	x	x	x	98	*Oecetis sp.1*		x		x	2
Calopterigidae sp.1	x	x	x	x	3	*Orthoptera sp.1*		x	x		1
Campilocia sp.1	x	x	x	x	26	*Othocladini sp.1*	x		x		1
Ceratopogonidae	x	x	x	x	4	*Paragripopteryx spp.*	x	x	x	x	103
Chimarra sp.1		x	x	x	4	*Parametriocnemus spp.*	x	x	x	x	131
Chironominae sp.1		x	x		1	*aff. Paratendipes spp.*	x	x	x	x	32
Chironominae sp.2		x	x		1	*Pentaneura spp.*	x	x	x	x	60
Chironominae sp.3	x	x	x	x	4	*aff. Phaenopsectra spp.*		x	x	x	3
Cloeodes sp.1	x	x	x	x	42	*Phanocerus spp.*		x	x	x	3
Corydalus sp.1	x			x	1	*Phylloicus spp.*	x	x	x	x	50
Corynoneura sp.1	x	x	x	x	96	*Polypedillum spp.*	x	x	x	x	69
Cricotopus sp.1	x	x	x	x	11	*aff. Chironomus spp.*	x	x	x	x	9
Culicidae sp.1	x		x		1	*Rheotanytarsus spp.*	x	x	x	x	182
Diptera sp.1		x		x	1	*Sciomyzidae sp.1*		x	x	x	3
Diptera sp.2		x	x		1	*Simulium incrustatum*	x	x	x	x	415
Dixidae sp.1	x		x		2	*Simulium subnigrum*	x	x	x	x	61
Djaumabatista sp.1	x	x	x	x	14	*Smicridea spp.*	x	x	x	x	28
Elmidae sp.1		x	x	x	3	*Stenochironomus sp.1*	x	x	x	x	3
Farrodes spp.	x	x	x	x	156	*Stratiomidae sp.1*		x	x	x	2
Fissimentum sp.1		x	x		1	*Tabanidae sp.1*	x			x	1
Girinidae sp.1	x		x		1	*Tanytarsini sp.1*	x		x	x	5
Gomphidae sp.1	x	x	x	x	9	*Tanytarsus spp.*	x	x	x	x	56
Heteragrion sp.1	x	x	x	x	13	*Thienemaniella spp.*	x		x		1
Heterelmis spp.	x	x	x	x	28	*Thraulodes sp.1*	x	x		x	8
Hexacylloepus spp.	x	x	x	x	89	Tipulidae	x	x	x	x	5
Hidracarina sp.1	x	x	x	x	3	*Traveryphes spp.*	x		x	x	7
Hyalella spp.	x	x	x	x	877	*Trichoptera sp.1*		x	x		1
Kemphynia sp.1	x		x		1	*Tupiara spp.*	x	x	x	x	17
Lepdoptera sp.1	x		x		1	*Veliidae sp.1*	x	x	x	x	9
Leptohyphes spp.	x	x	x	x	230	*Zavreliella spp.*	x	x	x	x	25
Leptonema sp.1		x		x	2	**TOTAL**					**1844**

2.3.2. Estimadores de riqueza e Tamanho Amostral Suficiente (TAS)

Antes de calcular o tamanho amostral suficiente (*TAS*), avaliamos o comportamento dos estimadores de riqueza *Bootstrap, Chao1, Chao2, Jacknife1* e *Jacknife2* em relação à riqueza média observada. Observando os resultados, podemos considerar o *Jacknife2* como o melhor estimador, pois, se comparado aos outros, é capaz de estimar a riqueza total de espécies com um menor número de amostras. O valor encontrado para o *TAS* foi de 50, que é o número de amostras de microhabitat necessárias para que o *Jacknife2,* em sua projeção, alcance o valor equivalente à riqueza média observada (75 táxons). Os resultados supracitados estão representados na *Figura 2.4*.

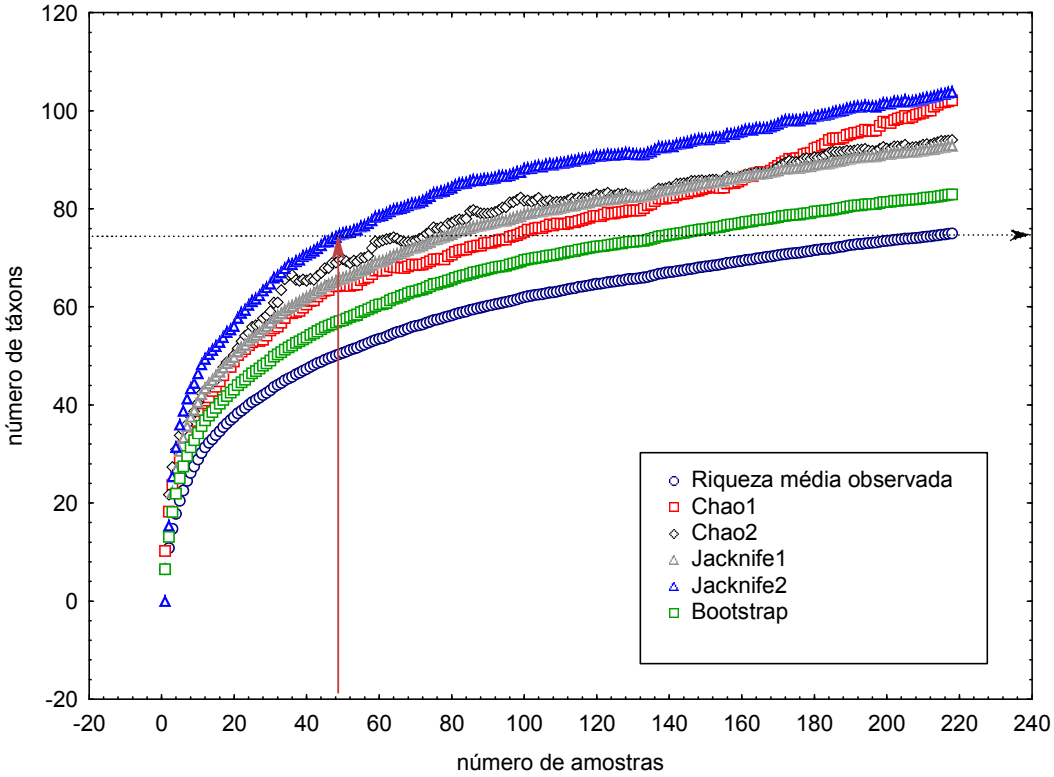


Figura 2.3 - Gráfico da curva do coletor representando o acréscimo da riqueza em relação ao aumento do tamanho amostral. Todas as amostras foram consideradas.

2.3.3. Amostragem Aleatória X Amostragem Categórica

Para avaliar se o uso de diferentes métodos de coleta implicam em diferenças significativas ao investigar a diversidade biológica, estabelecemos comparativos entre o método aleatório e o categórico de coleta em relação a diferentes atributos da biodiversidade. Não encontramos diferenças significativas entre a abundância média (t = -0,45; p = 0,65) e riqueza média (t = -0,17; p = 0,86) das amostras referentes a cada um dos tipos de coleta (*Figura 2.2*).

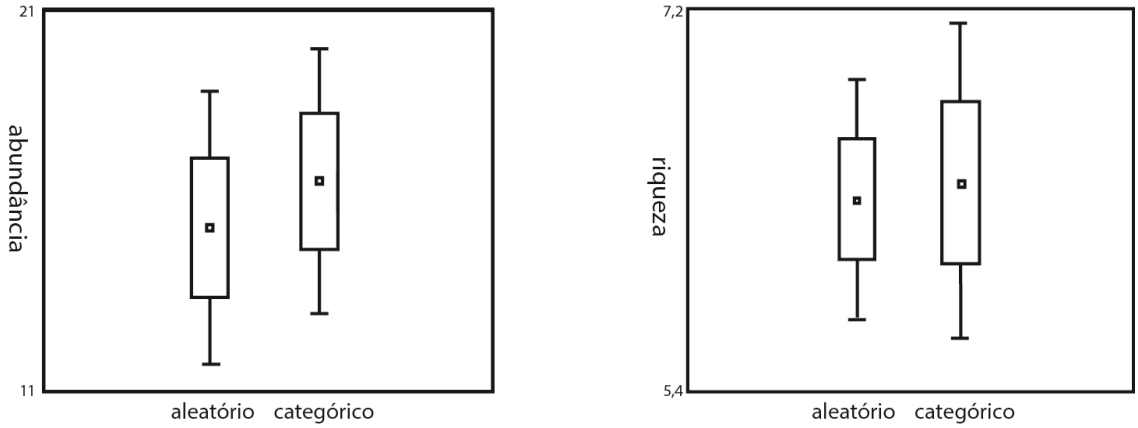


Figura 2.2 - Gráficos representando a diferenças entre abundâncias médias e a riquezas médias do conjunto de amostras obtidas pelo método aleatório e pelo método categórico. (Pontos centrais = média; Caixas = média + erro padrão; Barras = média + 1,98 * erro padrão)

Como já foi citado anteriormente, a riqueza observada foi maior para o método aleatório, no entanto, devemos considerar o fato de este método estar representado por um conjunto de dados com 46 amostras a mais do que o categórico. Como a riqueza é influenciada pela abundância de indivíduos e, consequentemente, pelo esforço amostral, para padronizar a comparação entre as riquezas, criamos curvas de riqueza acumulada para os dois conjuntos de dados. Estas curvas estão representadas

na *Figura 2.3* juntamente com curvas projetadas pelo estimador de riqueza *Jacknife2*. Considerando o *TAS* como referência para comparação da estimativa de riqueza entre os dois métodos de coleta, verificamos que ambos apresentam resultados semelhantes quanto à riqueza.

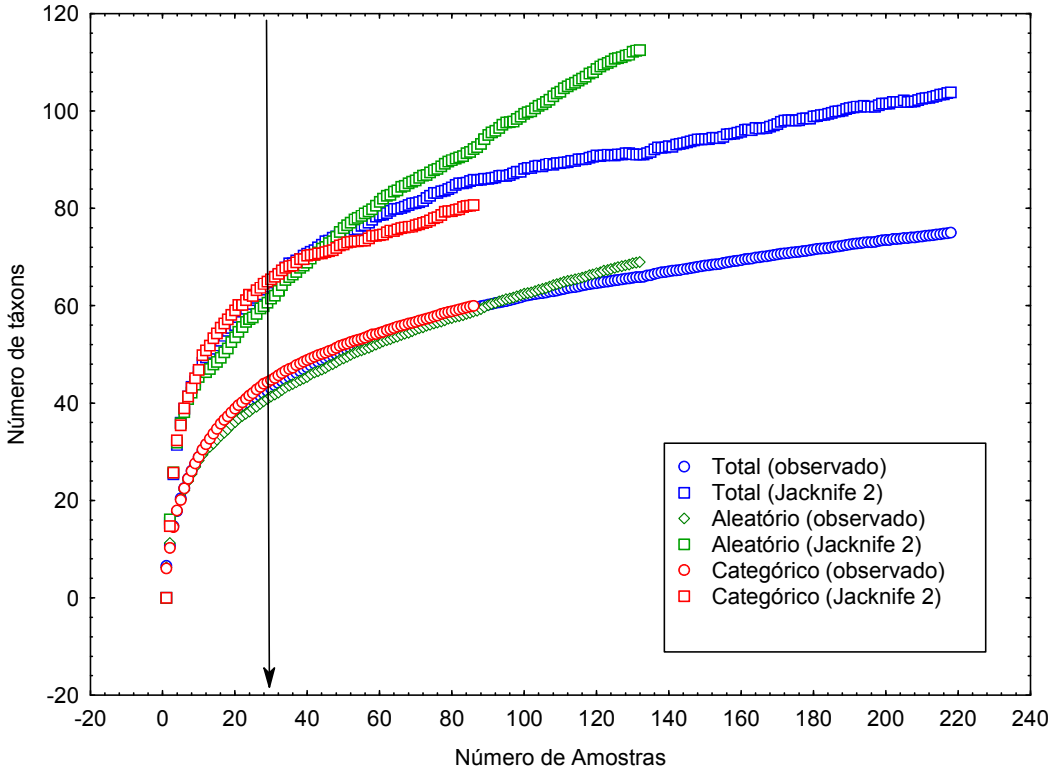


***Figura 2.3* - Gráfico das curvas do coletor representando o acréscimo da riqueza em relação ao aumento do tamanho amostral para a riqueza observada e para a riqueza estimada (Jacknife 2) considerando três conjuntos de dados: Todas as amostras; Amostras obtidas pelo método Aleatório; Amostras obtidas pelo método Categórico.**

Também investigamos possíveis diferenças da diversidade *beta* entre os dois tipos de método de coleta. Para calcular diversidade beta média dos dados referentes aos diferentes métodos de coleta, utilizamos a forma complementar do índice de similaridade de Jaccard (1 - *Jaccard*). Os dados estão apresentados na *Figura 2.4* e mostram uma diversidade beta média maior entre as amostras obtidas pelo método categórico (t = -7,58; p < 0,01). Diante deste resultado, investigamos se os dados

relativos ao substrato também apresentavam uma maior diversidade beta para o método categórico. Realizamos procedimento semelhante e, assim como observado para a fauna, a dissimilaridade do substrato também foi maior no método categórico (t = -2,23; p < 0,01). Para investigar se estes dois resultados relativos à diversidade beta estavam correlacionados entre si, realizamos testes de Mantel parcial. Os resultados representados na *Tabela II-II* mostram que as matrizes de dissimilaridade de fauna e de substrato para cada tipo de metodologia de coleta estão relacionadas entre si, no entanto, está relação é fraca, com baixos valores de *r*.

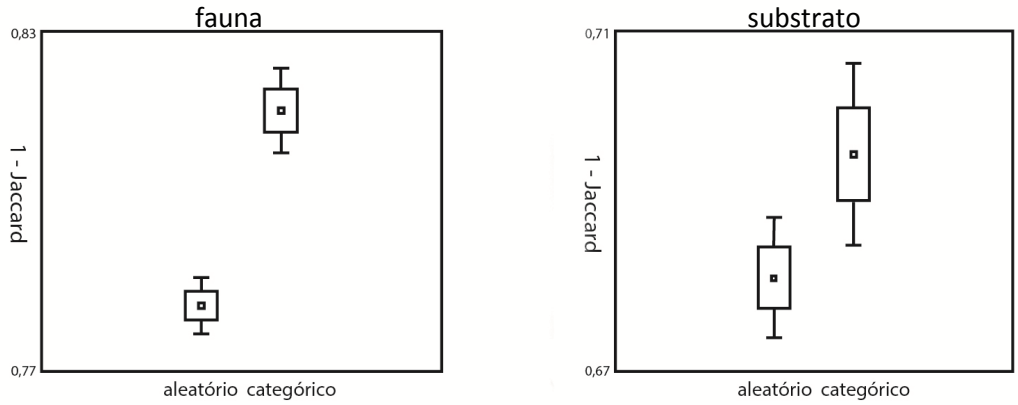


Figura 2.4 - Gráficos representando a diferenças entre as diversidade beta médias e as dissimilaridades médias do substrato para o conjunto de amostras obtidas pelo método aleatório e pelo método categórico. (Pontos centrais = média; Caixas = média + erro padrão; Barras = média + 1,98 * erro padrão)

Tabela II-II - Valores obtidos a partir do Teste de Mantel parcial retirando o efeito do espaço (5000 permutações) entre as matrizes de similaridade (Jaccard) da Fauna e do Substrato de cada um dos conjuntos de dados (aleatório e categórico).

	r	p
aleatório	0,14	0,002
categórico	0,26	0,002

Também avaliamos a composição dos conjuntos de dados referentes aos métodos de coleta aleatório e categórico de acordo com o tipo de mesohabitat onde cada amostragem foi realizada. A porcentagem de amostras obtidas pelo método categórico e pelo aleatório, que são pertencentes às corredeiras e aos remansos é muito próxima e está representada na *Figura 2.5.*

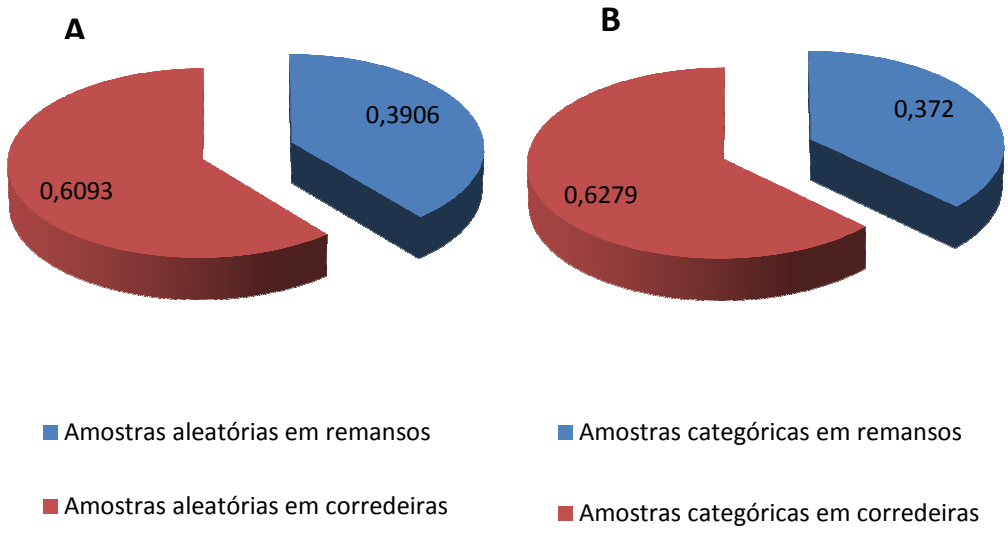


***Figura 2.5* - Gráficos representando a porcentagem de amostras situadas nos mesohabitats remanso e corredeira para cada um dos conjuntos de amostras: A- amostras obtidas pelo método Aleatórico; B - amostras obtidas pelo método Categórico.**

2.3.4. Remanso X Corredeira

Reconhecida a clara distinção de condições ambientais representadas pelos dois tipos de mesohabitat (corredeira e remanso), sobretudo, no que diz respeito ao impacto da hidrodinâmica sobre a fauna, fizemos testes nos mesmos moldes dos

realizados para avaliar os dois tipos de método de coleta. Começamos a apresentar os resultados pela avaliação da abundância e da riqueza observada médias em relação aos dois tipos de mesohabitat. Os dados mostram uma maior abundância média nas amostras obtidas nas corredeiras (t = 2,78 ; p = 0,006), mas não houve uma diferença significativa para as riquezas médias (t = 1,86 ; p = 0,068) referentes aos dois tipos de mesohabitat. Estes resultados estão representados graficamente na *Figura 2.6*.

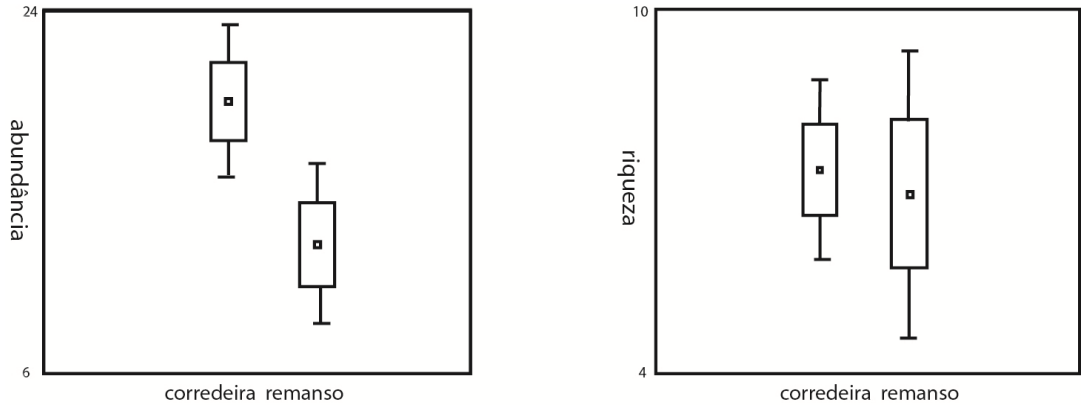


Figura 2.6 - Gráficos representando a diferenças entre abundâncias médias e a riquezas médias do conjunto de amostras obtidas para os dois tipos de mesohabitat: corredeira e remanso. (Pontos centrais = média; Caixas = média + erro padrão; Barras = média + 1,98 * erro padrão)

Considerando o *TAS* como referência para comparação da estimativa de riqueza para os dois tipos de mesohabitat, verificamos que ambos apresentam resultados semelhantes quanto à riqueza, se aproximando, ambos, da curva que representa o total das amostras. Deste modo, podemos afirmar que as riquezas observadas nas corredeiras e nos remansos são similares. Quanto à estimativa de riqueza (*Jacknife2*), podemos observar que, se avaliados isoladamente, os mesohabitats não são capazes de estimar a riqueza com a precisão esperada tendo o *TAS* como referência. Anteriormente, quando avaliamos os dois métodos de coleta, observamos resultados similares para as riquezas, agora, a estimativa para as corredeiras fica visivelmente

abaixo do esperado e a para os remansos fica ainda um pouco mais abaixo. Os resultados supracitados estão representados na *Figura 2.7.*

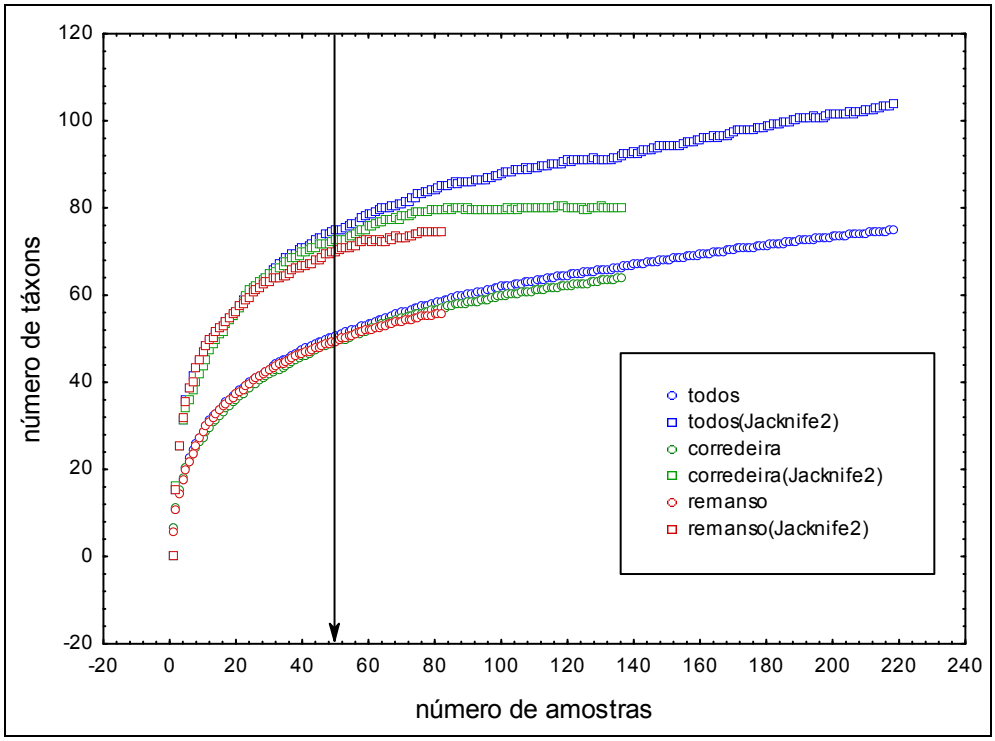


***Figura 2.7* - Gráfico das curvas do coletor representando o acréscimo da riqueza em relação ao aumento do tamanho amostral para a riqueza observada e para a riqueza estimada (*Jacknife2*) considerando três conjuntos de dados: Todas as amostras; amostras coletadas em corredeiras; e amostras coletadas em remansos.**

Avaliando a dissimilaridade média (1 - *Jaccard*) da fauna, encontramos uma maior diversidade beta para o mesohabitat remanso (t = -25,18 ; p < 0,01). Também aliamos a dissimilaridade média do substrato e encontramos resultados semelhantes aos encontrados para a fauna (t = -19,7 ; p < 0,01). A representação gráfica destes resultados pode ser encontradas na *Figura 2.8*.

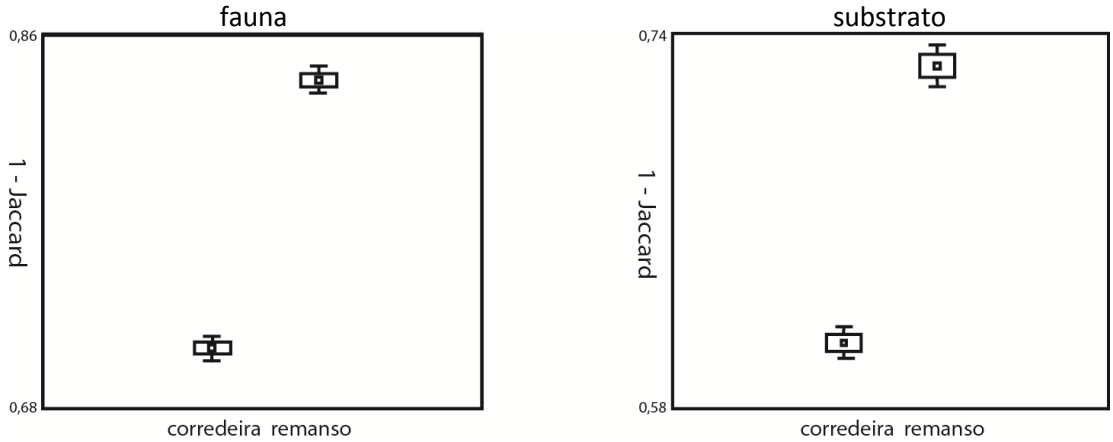


Figura 2.8 - Gráficos representando a diferenças entre as diversidade beta médias e as dissimilaridades médias do substrato para o conjunto de amostras coletadas exclusivamente em corredeiras e exclusivamente em remansos. (Pontos centrais = média; Caixas = média + erro padrão; Barras = média + 1,98 * erro padrão)

Realizamos testes de Mantel parcial para verificar a hipótese de que a diversidade beta da fauna está relacionada à dissimilaridade do substrato. Os resultados estão representados na *Tabela II-III* e se mostraram altamente significativos, com o mesohabitat corredeira apresentando uma relação muito forte entre a estrutura da fauna com a do substrato. De forma distinta, o mesohabitat remanso possui uma relação, que apesar de ser estatisticamente significante, é muito fraca.

Tabela II-III - Valores obtidos a partir do Teste de Mantel parcial retirando o efeito do espaço (5000 permutações) entre as matrizes de similaridade (Jaccard) da Fauna, similaridade do Substrato (jaccard) e de distância geográfica de cada um dos conjuntos de dados (aleatório e categórico).

	r	p
corredeira	0,98	0,002
remanso	0,09	0,005

Diante da importância do substrato para a fauna, que foi referenciada pelos resultados anteriores, criamos gráficos mostrando a porcentagem que cada tipo de composição de substrato representou para as amostras dos dois tipos de mesohabitats. Considerando o número total de tipos de composição do substrato, encontramos resultados similares nas duas amostras, com 38 tipos para a corredeira e 39 para o remanso. Embora os números totais sejam próximos, encontramos diferenças pertinentes na composição das amostras com uma maior dominância no mesohabitat corredeira. Considerando os 75% da amostra compostos pelos tipos de composição do substrato mais abundantes, temos 12 tipos de composição de substrato para as corredeiras e 20 tipos para os remansos (*Figura 2.9*). Além da diferença na dominância, os tipos mais frequentes nas duas amostras foram

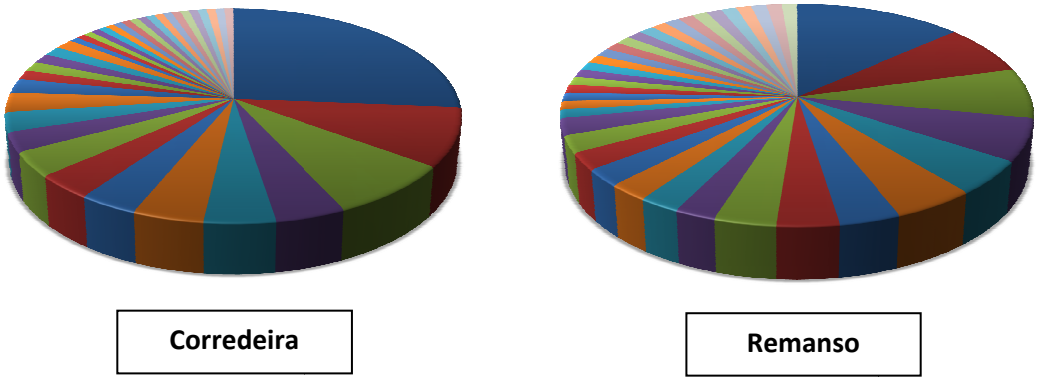


***Figura 2.9* - Gráficos representando a porcentagem que cada tipo de composição de substrato representou nas amostras dos mesohabitats e corredeira e remanso.**

diferentes, com o predomínio de substratos rochosos no mesohabitat corredeira e a co-ocorrência de composições rochosas e com grandes quantidades de matéria orgância nos remansos (*Tabela II-IV*).

Tabela II-IV - Tabela demonstrando os sete tipos de composição do substrato mais presentes nos conjuntos de amostras referentes aos mesohabitats corredeira e remanso

MESOHABITAT	COMPOSIÇÃO DO SUBSTRATO							%
Corredeira	areia	cascalho fino	cascalho grosso	matacão	sedimento	folhiço	raízes	
1	x	x	x					26,47
2		x	x	x				8,82
3	x	x	x	x				8,08
4		x	x					4,41
5	x	x		x				4,41
6	x	x		x				4,41
7	x							3,67
Remanso	areia	cascalho fino	cascalho grosso	matacão	sedimento	folhiço	raízes	
1	x	x						13,41
2					x	x		7,31
3	x	x	x	x				7,31
4						x		6,09
5	x	x	x		x	x		4,87
6					x		x	4,87
7	x				x	x		3,65

2.4. Discussão

Para a realização deste trabalho, a fauna investigada foi coletada com o auxílio de um amostrador com uma área de 0,007 m^2, a qual é menor do que a área normalmente amostrada por amostradores convencionalmente utilizados. Isto possibilitou o acesso a uma escala espacial pouco investigada quando tratamos do estudo da diversidade de macroinvertebrados bentônicos em riachos. Diante da novidade do método, é pertinente buscar estabelecer alguns parâmetros para a sua utilização, como, por exemplo, identificar um número de amostras suficientes para representar a riqueza de táxons de um local. Coletas massivas são o modo mais confiável de se aproximar da riqueza total de um local, todavia, demandam altos

custos de tempo e de capital. Para contornar este problema, muitos autores sugerem o uso de estimadores de riqueza (MELO & FROEHLICH, 2001), que são métodos matemáticos que buscam estimar o número total de táxons em uma comunidade. Para isso, eles baseiam-se nas informações que a própria comunidade fornece (COLWELL & CODDINGTON, 1994). Ao considerar a eficácia desses métodos, o melhor estimador é aquele que estima a riqueza total do local com o menor número de amostras. Conhecidamente, os estimadores de riqueza apresentam diferentes comportamentos, dependendo da estrutura da comunidade, de modo que para diferentes grupos de organismos, diferentes estimadores se mostram os mais eficientes (MAGURRAN, 2004). Dentre os amostradores avaliados, nossos resultados apontaram o *Jacknife2* como o melhor estimador para a fauna e, assim, reforçam resultados já encontrados para comunidades de macroinvertebrados aquáticos de riacho na região neotropical (MELO & FROEHLICH, 2001).

O uso de estimadores de riqueza nos permite pensar em um número de amostras que seja suficiente para estimar a riqueza local, e, neste sentido, para a utilização deste método de coleta em trabalhos futuros, é importante investigar se há um número mínimo de amostras a partir das quais a riqueza destes locais possa ser estimada adequadamente. Buscando esta informação, investigamos o comportamento do incremento da riqueza conforme aumentamos o número de amostras criando curvas de acúmulo de táxons. Um tamanho amostral suficiente (*TAS)* confiável pode ser estabelecido em comunidades bem conhecidas e que apresentem curvas que tendem à estabilização, pré-requisitos estes que são suportados pelos nossos resultados (*Figura 2.1*). Para obter o número de amostras que representasse o *TAS*,

testamos alguns estimadores de riqueza, e adotamos como referência o que mostrou maior eficiência (*Jacknife2*).

A validade de se atribuir um *TAS* ao se estudar comunidades específicas é bastante questionada e este tema tem causado um impasse entre pesquisadores que defendem ou condenam esta atitude (SHILLING & BATISTA, 2008). Um ponto importante ao se questionar este método é a discussão sobre os limites das comunidades. Para árvores em florestas tropicais, quanto mais parcelas são amostradas, maior a riqueza de espécies encontrada. Este fato faz com que a curva de acúmulo de espécies não se estabilize em um patamar, como era previsto, mantendo um crescimento conforme novas parcelas são consideradas (SHILLING & BATISTA, 2008). Esta discussão tem pertinência ao avaliarmos estudos regionais que levam em conta organismos com grande capacidade de dispersão, mas no contexto deste trabalho, que avalia os macroinvertebrados aquáticos de um único riacho, sem grandes variações temporais, podemos fazer algumas ressalvas. Primeiro estamos falando de organismos aquáticos que ficam restritos ao leito do riacho que possui uma área pequena e possível de ser bem amostrada. Além disso, quando construímos nossa curva de acúmulo de espécies, pudemos observar a formação de um patamar. Deste modo, deixamos as limitações deste método de lado e recomendamos o uso de um *TAS* de 50 amostras, conforme apontado pelos nossos resultados, para futuros trabalhos que utilizem o método de coleta, aqui utilizado, com o objetivo de investigar aspectos da biodiversidade na microescala.

Ainda no planejamento da amostragem, quando decidíamos qual método adotar, surgiu uma questão sobre a eficácia de uma amostragem aleatória sendo

realizada com um amostrador de área menor (aproximadamente 1/10 da área de uma amostrador de *Surber*) do que a dos habitualmente utilizados. Isto nos levou a um planejamento com dois métodos de amostragem. Utilizamos tanto o método aleatório como o categórico e, para avaliá-los, investigamos a existência de diferenças significativas entre a fauna coletada por ambos. Primeiro avaliamos a abundância de indivíduos e a riqueza médias de táxons das amostras obtidas pelos métodos aleatório e categórico (Figura 2.6). Em seguida realizamos curvas de rarefação para comparar as riquezas obtidas pelos dois métodos de coleta, separadamente, e pelo total as amostras. Por fim, avaliamos os valores obtidos na projeção de Jacknife2, que foi realizada para cada um dos conjuntos de dados baseando o tamanho amostral considerado no *TAS*. Os nossos resultados não mostraram diferenças significativas em nenhum aspecto das análises realizadas acima. Assim, podemos afirmar que considerando a abundância e a diversidade alpha, os métodos de coleta aleatório e categórico são equivalentes e bastante representativos do total da amostragem.

Ainda em relação à contraposição ente amostragem aleatória e categórica, o próximo passo foi avaliar a diversidade beta média entre os dois métodos. Nossos resultados mostram diferenças significativas tanto na dissimilaridade média da fauna (1 - *Jaccard*) como na dissimilaridade média do substrato (1 - *Jaccard*). Para ambos os testes, o método categórico apresentou maiores valores médios (Figura 2.8). Para investigar se as dissimilaridades entre a composição faunística e os componentes do substrato estavam relacionadas entre si, utilizamos um teste de Mantel parcial (retirando o efeito do espaço) que mostrou resultado significativos com valores de r = 0,14 para o método aleatório e r = 0,26 para o categórico. Os maiores valores para a diversidade *beta* no método categórico são um reflexo da diferença nos procedimento

entre os dois métodos. Na amostragem aleatória, o sorteio determina o local de coleta, por outro lado, no categórico é selecionado o habitat mais representativo de cada transecção. Ao utilizar está estratégia, habitats são delimitados e selecionados de acordo com a sua representatividade o que certamente amplifica a variabilidade entre eles e consequentemente a beta diversidade. Deste modo, podemos afirmar que o método categórico apesar de não afetar a abundância ou a diversidade alfa (riqueza), realça as diferenças dos tipos de substrato e eleva a beta diversidade da fauna entre eles.

Passando a avaliar a diferença entre as corredeiras e os remansos, a riqueza média observada nas amostras foi similar para ambos os mesohabitats, com uma variância um pouco maior nos remansos. Ao padronizar a riqueza pelas curvas de rarefação, também encontramos resultados similares para as corredeiras, remansos e para o conjunto total das amostras. Desta forma, as análises considerando os mesohabitats do Bocaina não detectaram variações significativas na riqueza de táxons. Por outro lado, a abundância média foi significativamente maior para as amostras obtidas nas corredeiras. Pensando nas limitações físicas que uma corredeira impõe sobre os organismos que nela habitam, como, por exemplo, a possibilidade de carreamento pela água, tínhamos a expectativa que a abundância fosse menor neste mesohabitat. Esta expectativa não foi confirmada pelos nossos resultados, os quais podem estar relacionados à dominância de alguns táxons característicos de corredeira. Observando a *Tabela II-I*, podemos notar que táxons típicos de corredeiras com velocidades da água moderadas (*Simulium incrustatum*, *Leptohyphes* spp., *Paragrypopteryx sp*., *Parametriocnemus sp*., *Lopescladius sp*., *Farrodes* spp. e

Rheotanytarsus sp.) estão entre os mais abundantes da comunidade do Bocaina. A afinidade destes táxons pelas corredeiras justifica a maior abundância neste ambiente.

Avaliando a diversidade *beta* média dos dois mesohabitats, encontramos valores significativamente maiores para os remansos. Analisando a dissimilaridade do substrato dos dois mesohabitats também encontramos maiores valores para os remansos. Ao investigar as características físicas das corredeiras amostradas, detectamos uma maior dominância dos *tipos de composição de substrato (TCS)* se comparado aos remansos. Outro ponto que merece destaque é o fato de os *TCS* mais abundantes na corredeira representarem substratos tipicamente rochosos. Para os remansos, o grupo dos *TCS* mais frequentes foi composto tanto por substratos rochosos como por ricos em matéria orgânica (e.g. folhiço + sedimento). Deste modo, nossos resultados ilustram a maior dissimilaridade do substrato encontrada nos remansos.

Para testar se a composição do substrato corresponde à da fauna, realizamos testes parciais de Mantel para cada um dos mesohabitats. Os resultados mostram relações significantes entre substrato e fauna, com destaque para o altíssimo valor de r (0,95) para as corredeiras. Estes resultados reforçam a conhecida importância do substrato para a microdistribuição dos macroinvertebrados aquáticos (DOWNES *et al*., 1998; ROBSON & BARMUTA, 1998; BOYERO, 2003; TANIGUCHI *et al*., 2003; TANIGUCHI & TOKESHI, 2004), e, também, revelam um cenário onde as condições físicas do mesohabitat corredeira aumentam a relação da fauna com a composição do substrato. Nos remansos esta relação também existe, mas com uma força muito menor. Deste modo, dentro deste mesohabitat de condições hidráulicas mais amenas, podemos

considerar que outros fatores importantes para o estabelecimento da fauna podem se destacar frente à influência do substrato para determinar a estruturação da fauna. Em suma, os nossos resultados apontam para um aumento da importância do substrato para a fauna conforme as condições hidráulicas passam a restringir o seu estabelecimento, portanto, fica evidenciada a importância do substrato como abrigo para estes organismos.

2.5. Referências Bibliográficas

Bond, N. R., Perry, G. L., & Downes, B. J. (2000). Dispersal of organisms in a patchy stream environment under different settlement scenarios. *Journal of Animal Ecology*, *69*(4), 608-619.

Boyero, L. (2003). The quantification of local substrate heterogeneity in streams and its significance for macroinvertebrate assemblages. *Hydrobiologia*, *499*(1-3), 161-168.

Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N., & Lake, P. S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, *53*(9), 1707-1721.

Colwell, R. K., & Coddington, J. A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *345*(1311), 101-118

Costa, S. S., & Melo, A. S. (2008). Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, *598*(1), 131-138.

Crisci-Bispo, V. L., Bispo, P. C., & Froehlich, C. G. (2007). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in litter in a mountain stream of the Atlantic Rainforest from Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*,*24*(3), 545-551.

Downes, B. J., Lake, P. S., Schreiber, E. S. G., & Glaister, A. (1998). Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecological Monographs*, *68*(2), 237-257.

Magurran, A. E. (2004). Measuring biological diversity.

Melo, A. S., & Froehlich, C. G. (2001). Evaluation of methods for estimating macroinvertebrate species richness using individual stones in tropical streams. *Freshwater Biology*, *46*(6), 711-721.

Robson, B. J., & Barmuta, L. A. (1998). The effect of two scales of habitat architecture on benthic grazing in a river. *Freshwater Biology*, *39*(2), 207-220

Roque, F. O. & Trivinho-Strixino, S., (2001). Benthic macroinvertebrates in mesohabitats of different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos, SP) – *Acta Limnologica Brasiliensis* 13(2), 69-77.

Smouse, P. E., Long, J. C., & Sokal, R. R. (1986). Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic zoology*, 627-632.

Schilling, A. C., & Batista, J. L. F. (2008). Curva de acumulação de espécies e suficiência amostral em florestas tropicais. *Revista Brasileira de Botânica*,*31*(1), 179-187.

Taniguchi, H., Nakano, S., & Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, *48*(4), 718-728.

Taniguchi, H., & Tokeshi, M. (2004). Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology*, *49*(9), 1164-1178.

CAPÍTULO 3

O resgate de uma dimensão negligenciada: compreendendo as variáveis hidráulicas em microescala

Capítulo 3 – O resgate de uma dimensão negligenciada: compreendendo as variáveis hidráulicas em microescala

3.1. Introdução

Quando falamos de riachos, as características do fluxo d´água são consideradas alguns dos principais fatores determinantes para a organização da comunidade bentônica (STATZNER & HIGLER, 1986). Neste contexto, fatores físicos têm sido utilizados para explicar a variação da distribuição da fauna em uma amplitude de escalas espaciais. As variações no nível de macrohabitat ocorrem principalmente pelos fatores hidrológicos e geomorfológicos (SHELDON & WALKER, 1998). Nos mesohabitats os gradientes longitudinais na vazão, o tamanho das partículas e as variáveis hidráulicas podem ser determinantes da fauna (GROWN & DAVIS, 1994; DOWNES & HINDELL, 2000). A microdistribuição de organismos têm sido correlacionada com a hidráulica, profundidade, substrato ou algumas combinações destes elementos (DAVIS & BARMUTA, 1989). No entanto, talvez muitos trabalhos não tenham descrito adequadamente a velocidade e o substrato (DAVIS & BARMUTA, 1989). O conhecimento da velocidade média e vazão de um trecho são descritores apenas parciais das condições hidráulicas sentidas pelos organismos em seus microhabitats. Uma descrição adequada das condições hidráulicas próximas do leito não pode ser derivada de poucas medidas

simples (DAVIS & BARMUTA, 1989). Para investigar a microdistribuição seria necessário que, no mínimo, fossem registradas a velocidade média da água próxima à superfície, a rugosidade do substrato representada pela pesagem dos elementos rugosos e a profundidade da água para cada microambiente considerado (DAVIS & BARMUTA, 1989).

Assumindo a importância das variáveis hidráulicas para a estruturação da fauna nos microhabitats e os pré-requisitos para sua avaliação, temos um cenário onde a maioria dos trabalhos de ecologia de riachos ignora a dimensão das condições hidráulicas atuantes nos microhabitats. Isto é, os ambientes lóticos, que têm em seu nome a referência às corredeiras, que são habitats com uma grande variabilidade hidrodinâmica, ao serem estudados, têm esta dimensão desprezada ou simplificada a ponto de não ser representativa. Sabendo disto, os objetivos deste trabalho foram: a) avaliar como as variáveis hidráulicas se relacionam entre si; b) avaliar com estas mesmas variáveis se relacionam com a abundância de indivíduos e riqueza de táxons; c) investigar se a escolha da escala espacial a ser utilizada pode influenciar nas relações das variáveis hidráulicas com a fauna.

Dentro destes objetivos, nossa hipótese é a de que as variáveis hidráulicas, por serem modulações da métrica real de velocidade, apresentarão resultados similares ao serem relacionadas com a fauna. Também hipotetizamos que conforme as variáveis hidráulicas aumentam suas grandezas nos microhabitats, a abundância e a riqueza diminuem. Por fim, consideramos que a microescala, se comparada à mesoescala, é uma escala espacial mais efetiva para investigar a influência das condições hidráulicas sobre a fauna.

3.2. Metodologia

Este capítulo utiliza o mesmo banco de dados utilizado no capítulo anterior. A área de estudo e os métodos de coleta dos dados podem ser encontrados na *seção 2.2.* Seguiremos, aqui, com o detalhamento das análises realizadas neste capítulo.

3.2.1. Variáveis hidráulicas e escala espacial

As variáveis hidráulicas utilizadas neste trabalho foram calculadas a partir de métricas reais que são influenciadas pela escala espacial a qual fazem referência. Como exemplo, podemos citar a velocidade média da água, componente presente em todas as métricas utilizadas, que pode ser referente a diferentes escalas espaciais. Podemos registrar a velocidade média da água o mais próximo possível do substrato onde foi realizada a coleta de material. Se o fizermos, aproximamos este registro da escala de microhabitat. Se a mensuração for feita no mesmo local, mas próxima à superfície da água, estamos referenciando este valor à escala do mesohabitat. Consequentemente, se fizermos uma média das velocidades médias obtidas em um espaço de dez metros de um riacho, estaremos calculando a velocidade média desta seção. Deste modo, a escala espacial a qual o registro das variáveis faz referência pode ser determinante para o cálculo das variáveis hidráulicas, modificando substancialmente seus valores.

Pelo que foi demonstrado acima, buscamos por variáveis hidráulicas reconhecidas na literatura e avaliamos suas equações para compreender a influência

da escala espacial no seu cálculo. O número de Froude (*Fr*) e o de Reynolds (*Re*) são referentes à escala do mesohabitat, enquanto que o número de Reynolds Rugoso (R_*) remete à escala de microhabitat, mas tem seu cálculo baseado em métricas referentes ao mesohabitat. Adotamos o uso destas três métricas tradicionais de condições hidráulicas e, a partir destas, realizamos três adaptações totalizando seis variáveis hidráulicas. A primeira adaptação foi empregar a mesma equação de R_* e substituir a referência de escala das variáveis empregadas em seu cálculo. Isto é, utilizamos a mesma lógica, mas medimos a velocidade e a irregularidade do substrato de forma a remeter ao microhabitat. As outras duas adaptações são referentes a uma equação derivada dos números de *Fr* e *Re,* que foi calculada tanto para o microhabitat quanto para o mesohabitat. A relação de cada uma das seis métricas com as escalas espaciais está representada de forma esquemática na *Figura 3.1* e descrições detalhadas de cada uma seguem da *seção 3.2.2.*

3.2.2.Cálculo das Variáveis Hidráulicas

Para representar a condição hidráulica a que cada local amostrado estava sujeito, calculamos métricas já utilizadas na literatura, como os números de Froude (*Fr*), Reynolds (*Re*) e Reynolds rugoso (R_*) que já se mostraram mais eficazes do que o uso direto da velocidade na predição da diversidade de macroinvertebrados bentônicos (Brooks *et al.* 2005). Para garantir uma maior dinâmica na apresentação dos resultados, as variáveis utilizadas estão representadas em acrônimos conforme a Tabela III-I representada abaixo.

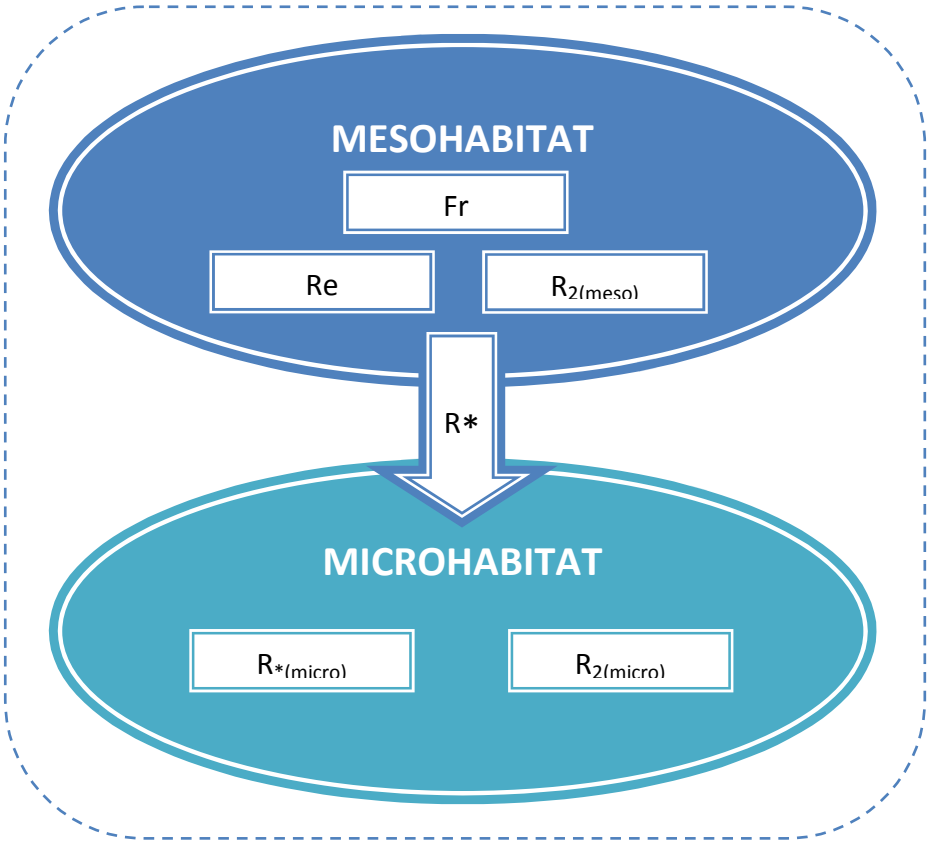


Figura 3.1 – Gráfico representando as variáveis hidráulicas *Fr, Re, R*, R*(micro)*, *R2(meso)* e *R2(micro)*) na escala espacial a qual fazem referência.

Tabela III-I – Descrição dos acrônimos utilizados para representar as variáveis hidráulicas.

Variável Hidráulica	Descrição
V	velocidade média da água registrada próximo à superfície
V₂	velocidade média da água registrada próximo ao substrato
Fr	número de Froude
Re	número de Reynolds
R*	número de Reynolds Rugoso
R*(micro)	número de Reynolds Rugoso adaptado para a escala de microhabitat
R2(micro)	representação da condição hidráulica no microhabitat
R2(meso)	representação da condição hidráulica no mesohabitat

3.2.2.1. Número de Froude

As duas primeiras métricas tradicionais, os números de Froude e Reynolds, devido as suas características, principalmente por serem calculados a partir da velocidade média da água medida próxima à superfície, dizem respeito à escala de mesohabitat ou a escalas maiores. O número de Froude (*Fr*) é uma variável adimensional e é dado pela equação:

$$Fr = V/\sqrt{gP}$$

onde *V* é a velocidade média (*m/s*), *g* a aceleração gravitacional da Terra (m/s^2) e *P* a profundidade (*m*). O número de Froude representa uma proporção de forças de inércia para as forças gravitacionais (DAVIS & BARMUTA, 1989). O fluxo da água é considerado crítico com $Fr = 1$, e, consequentemente, subcrítico para $Fr < 1$, caracterizado por águas tranquilas, e supercrítico para $Fr > 1$, com a presença característica de água esbranquiçada devido à alta velocidade (DAVIS & BARMUTA, 1989).

3.2.2.2. Número de Reynolds

O número de Reynolds (*Re*) é amplamente utilizado e possui muitas variações. De forma geral, seu entendimento é baseado em uma relação da velocidade média da água com uma grandeza espacial (decidida arbitrariamente) e a viscosidade do fluído. Este número foi empregado com várias finalidades, tendo seu cálculo a partir de medidas de profundidade, perímetro molhado, área de superfície de um sólido dentre outras métricas espaciais (GORDON *et al.,* 2004). Para estudos em riachos, DAVIS & BARMUTA (1989) sugerem a adoção da equação que considera a profundidade como a grandeza espacial relevante. Esta equação é dada por:

$$Re = (VP)/v$$

onde *V* é a velocidade média (*m/s*), *P* a profundidade (*m*) e *v* a viscosidade cinemática da água (m^2/s). Esta equação representa a proporção de forças inerciais para forças viscosas e, experimentalmente, definiu-se que em condições de *Re* > 2000 o fluxo da água pode ser considerado turbulento e, para *Re* < 500, laminar (DAVIS & BARMUTA, 1989).

3.2.2.3. Reynolds rugoso

Já demonstramos que as duas métricas anteriores são calculadas a partir da velocidade média da água medida logo abaixo da superfície, e, como a velocidade próxima ao fundo do riacho é menor que aquela na coluna da água, principalmente devido ao aumento de forças friccionais pela proximidade ao substrato (DAVIS & BARMUTA, 1989), houve a necessidade de inferir como as características hidráulicas do trecho são percebidas no fundo do leito. Para isso, os estudiosos da área fizeram uma adaptação do número de Reynolds, com uma modulação da velocidade superficial da água por fatores que serviriam de atenuantes, tais como a profundidade e rugosidade do substrato. Deste modo, a partir das métricas na escala de mesohabitat, presume-se, que seja possível projetar o efeito do número de Reynolds no microhabitat. Esta adaptação é chamada de Reynolds Rugoso (R_*) e é dada pela equação:

$$R_* = (V_* k)/v$$

onde V_* é a velocidade de cisalhamento (*m/s*), *v* a viscosidade cinemática da água (m^2/s) e *k* a pesagem das projeções da rugosidade (*m*). Vale lembrar que o valor de *k*, foi obtido pela análise dos registros de irregularidade segundo o método descrito no

Capítulo 2 (*Item 2.2.5.2.),* que utiliza a escala de mesohabitat. Já velocidade de cisalhamento, foi obtida pela equação:

$$V/V_* = 5{,}75\ \log(12P/k)$$ (SMITH, 1975)

onde *V* é a velocidade média (*m/s*) e *P* a profundidade (*m*). Assim como para *Re*, que podemos definir se um ambiente está sobre ação de fluxo hidraulicamente suave ou hidraulicamente agitado pelo valor obtido no cálculo da equação, para R_*, temos fluxo suave para $R_* < 5$ e agitado para $R_* > 70$ (DAVIS & BARMUTA, 1989).

3.2.2.4. Reynolds rugoso adaptado para métricas de microhabitat.

Para compreender o efeito da escala ao calcular uma variável como o R_*, fizemos uma adaptação utilizando um valor de *k* alternativo. Ao invés de utilizar a medida de irregularidade do mesohabitat, utilizamos a dimensão fractal da superfície do substrato no microhabitat (*D*). Esta variável (*D*) representa de uma forma mais precisa a irregularidade do substrato no microhabitat. O método para a obtensão dos valores de *D* está descrito no *Apêndice 3*. Com esta substituição no valor de *k* obtivemos os valores para o número de Reynolds Rugoso calculado para microhabitat (R_{*micro}).

3.2.2.5. Representação da condição hidráulica

Ao estudar as equações tradicionalmente utilizadas para caracterizar as condições hidráulicas de um riacho, sobretudo, a velocidade de cisalhamento, percebemos que existem basicamente dois fatores que influem diretamente na modulação da velocidade da água atenuando seu efeito junto ao substrato do microhabitat: a profundidade e a rugosidade do substrato. Como as duas principais

formas de avaliar as condições hidráulicas (Froude e Reynolds) não relacionam estes fatores diretamente, desenvolvemos uma equação que busca representar como esta condição hidráulica é percebida pela comunidade de macroinvertebrados.

A equação foi pensada a partir da microescala, tentado conciliar a relação da velocidade do fluído com a dimensão espacial, tal qual é feito no número de Reynolds. Também levamos em conta a forma como o aumento da profundidade atenua a velocidade, como é feito no número de Froude. Outro ponto importante é que as variáveis utilizadas empregadas no cálculo sejam registradas com certa facilidade, não sendo necessário o uso de equipamentos de alto custo. Portanto, para simular a realidade do microhabitat utilizamos variáveis com o escalonamento adequado, e de simples obtenção, como a velocidade média da água medida próxima ao substrato (V_2) e a medida espacial, referente ao perímetro molhado da transecção do microhabitat, representada pelo comprimento da transecção (L) acrescido do produto desta mesma distância (L) pela dimensão fractal (D). Os valores para a representação da condição hidráulica no microhabitat ($R_{2(micro)}$) foram calculados a partir da equação:

$$R_{2(micro)} = V_2((L + LD)/2)/P$$

Com o intuito de comparar o efeito da mudança de escala na equação acima, também calculamos o valor para a representação hidráulica do mesohabitat ($R_{2(meso)}$) utilizando a mesma lógica e substituindo as variáveis de microescala pelas de mesoescala conforme a equação:

$$R_{2(meso)} = V((L + Lk)/2)/P$$

onde *L* representa o comprimento da régua de irregularidade e *k* a medida de irregularidade (para maiores detalhes, ver *Item 2.2.5.2.*).

3.2.3. Cálculo das métricas referentes à fauna

Utilizamos a abundância e a riqueza padronizada para avaliar a capacidade preditiva das variáveis hidráulicas em relação à fauna de macroinvertebrados aquáticos. A abundância foi utilizada em números absolutos sendo representada pelo número de espécimes encontrados em cada amostra, independentemente do táxon a qual pertence. A riqueza representada pelo número de espécies encontradas em cada amostra apresentou uma forte correlação com a abundância ($r = 0,88$; $p < 0.01$) (*ver maiores detalhes na seção 4.3, Figura 4.1*). Por esse motivo, padronizamos a riqueza retirando o efeito intrínseco da abundância. Para isso, utilizamos como riqueza padronizada os valores dos resíduos da regressão entre abundância e riqueza (JACOBSEN, 2005).

3.2.4. Análise dos dados

O primeiro passo para avaliar as variáveis hidráulicas Fr, Re, R_*, $R_{*(micro)}$, $R_{2(meso)}$ e $R_{2(micro)}$ foi entender como estas se relacionam entre si e com V e V_2. Para isso, logaritimizamos todos os dados e realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA). O segundo passo foi avaliar como as seis variáveis hidráulicas descritas acima se relacionam com os aspectos da biodiversidade. Realizamos correlações entre cada

uma das variáveis com os valores da abundância e da riqueza padronizada. Para isso, utilizamos três conjuntos de dados: a-) os dados faunísticos referentes a todas as amostras realizadas; b-) referentes apenas ao mesohabitat corredeira e; c-) apenas ao mesohabitat remanso. O terceiro passo foi calcular a capacidade preditiva (r^2) de cada uma das variáreis em relação à abundância e a riqueza padronizada.

Devido a esta clara distinção de mesohabitats, pudemos avaliar a influência das escalas espaciais na relação entre a biodiversidade e as variáveis hidráulicas de três maneiras. A primeira foi uma análise ajustada dentro da escala de mesohabitat distinguindo os dois principais tipos (remanso e corredeira) e sua influência nos resultados das regressões. Para a escala de microhabitat não temos uma dicotomia clara como a entre remanso e corredeira. Nesta perspectiva as amostras apresentam uma variação gradual nos valores das condições hidráulicas e isto impede o estabelecimento de tipos claros e a realização de uma análise similar à planejada para o mesohabitat. A segunda maneira adotada foi uma comparação direta das relações das variáveis hidráulicas referentes a diferentes escalas com a biodiversidade, mas desta vez sob uma visão de conjunto dentro das escalas conforme representado na *Figura 3.1*.

A terceira abordagem adotou uma simulação teórica com a criação de mesohabitats virtuais representados pela conjunção de três amostras de microhabitat espacialmente distribuídas em uma área de 1 m^2 dentro do riacho. Agrupamos as amostras de microhabitats em mesohabitats virtuais de modo a obter o maior número de grupos com três unidades amostrais que realmente estavam espacialmente localizadas dentro de uma área quadrada hipotética de 1 m^2. Após a criação de 22

mesohabitats virtuais, compostos por 66 amostras de microhabitat reais, somamos as faunas e calculamos as médias para as variáveis ambientais das três amostras que formam cada grupo. Em seguida recalculamos as variáveis hidráulicas tal qual foi realizado para as outras análises deste Capítulo. Por fim, com o objetivo de avaliar como a perda de informação ao resumir as variáveis hidráulicas para utilizar uma escala maior (mesohabitat) pode influenciar as relações destas com os atributos da fauna, fizemos correlações utilizando os dados dos mesohabitats artificiais e os dos microhabitats reais separadamente.

Todas as análises descritas nesta seção foram realizadas com o software STATISTICA 7.0.

3.3. Resultados

A identificação do tipo de mesohabitat ao qual cada amostra pertence foi feita ainda em campo, como descrito na seção 2.2, e confirmada pelo cálculo posterior da variável Reynolds Rugoso (R_*). Os valores obtidos para R_* separaram as amostras em relação aos dois tipos de mesohabitat exatamente como estavam agrupadas pelas observações diretas no campo. Os pontos que foram considerados como corredeiras pelo coletor apresentaram o valor de R_* maior que 70 onde o fluxo é caracterizado como hidraulicamente agitado, e, adicionalmente, os pontos considerados remansos tiveram valores de R_* menores que cinco, que são característicos do fluxo hidraulicamente suave.

3.3.1. Relações entre as variáveis hidráulicas

A análise de componentes principais PCA mostrou uma relação negativa de todas as variáveis (V, V_2, Fr, Re, R_*, $R_{*(micro)}$, $R_{2(meso)}$ e $R_{2(micro)}$) com o primeiro eixo (PCA 1) que apresentou uma explicabilidade de 83,33%. As correlações das variáveis com o segundo eixo (PCA 2) ocorreu de forma distinta com as variáveis V, V_2, Fr, $R_{2(meso)}$ e $R_{2(micro)}$) se relacionando positivamente e as variáveis, Re, R_* e $R_{*(micro)}$ com uma relação negativa. A explicabilidade do PCA 2 foi de 11,86%. Os resultados da PCA podem ser observados na *Tabela III-II* e *Figura 3.2.*

Tabela III-II – Resultados das correlações entre as variáveis hidráulicas e os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA)

	PCA 1	PCA 2
V	-0,963564	0,131955
V_2	-0,900170	0,329379
Fr	-0,954970	0,241800
Re	-0,869639	-0,433596
R_*	-0,854760	-0,484590
$R_{*(micro)}$	-0,914945	-0,391722
$R_{2(micro)}$	-0,956290	0,139364
$R_{2(meso)}$	-0,881449	0,410523

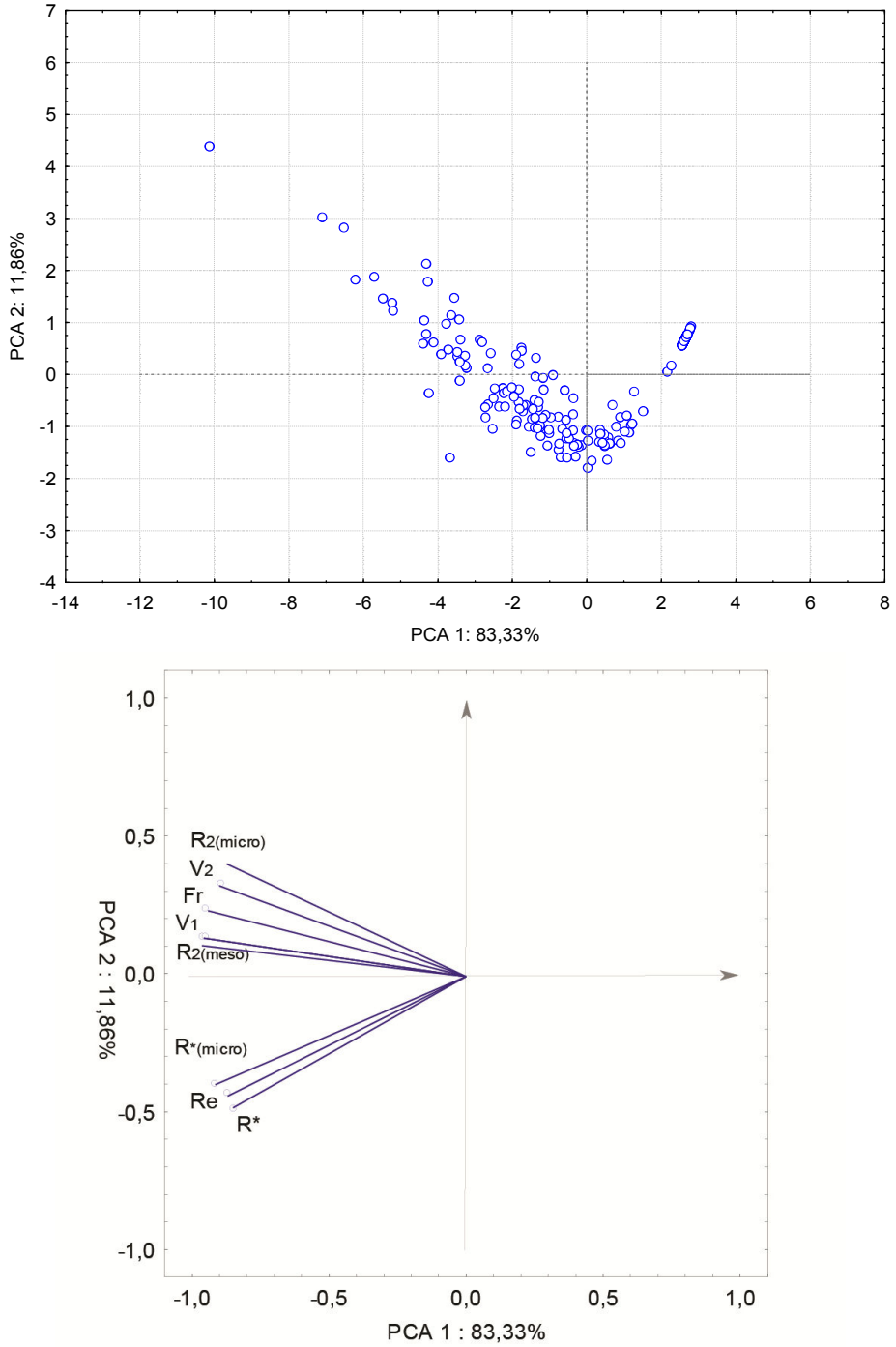


Figura 3.2 – Gráficos representando os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA). A- representação das amostras em relação aos eixos da PCA. B- representação das medidas de velocidade da água *V* e V_2 e das variáveis hidráulicas *Fr, Re,* R_*, $R_{*(micro)}$, $R_{2(meso)}$ e $R_{2(micro)}$ em relação aos dois eixos da PCA.

3.3.2. Relações entre as variáveis hidráulicas e a fauna

Estabelecemos um comparativo entre as relações das variáveis hidráulicas com a fauna utilizando correlações entre estas (*Fr, Re,* R_*, $R_{*(micro)}$, $R_{2(meso)}$ e $R_{2(micro)}$) e os atributos da fauna (abundância e riqueza padronizada). A *Tabela III-II* trás os resultados das correlações considerando todas as amostras, apenas as amostras de corredeiras e apenas as de remansos.

Tabela III-III – Valores de *r* para correlações entre as variáveis hidráulicas e as medidas de diversidade: *Abundância* e *Riqueza Padronizada* para três conjuntos de dados: todos os pontos, apenas os de corredeira e apenas os de remanso.

Variáveis Hidráulicas	Abundância			Riqueza Padronizada		
	Todos	Corredeira	Remanso	Todos	Corredeira	Remanso
V	0,274*	0,241*	0,282*	-0,229*	-0,301*	-0,193*
V_2	0,269*	0,239*	0,276*	-0,286*	-0,357*	-0,246*
Fr	0,328*	0,310*	0,328*	-0,294*	-0,372*	-0,252*
Re	0,151*	0,081	0,176*	-0,098	-0,127	-0,083
R_*	-0,021	-0,043	0,112	-0,041	-0,058	0,102
$R_{*(micro)}$	-0,025	-0,037	-0,014	-0,053	-0,063	0,052
$R_{2(micro)}$	0,369*	0,364*	0,362*	-0,368*	-0,436*	-0,324*
$R_{2(meso)}$	0,363*	0,355*	0,358*	-0,340*	-0,409*	-0,298*

** Valores de $p < 0,05$.*

3.3.2.1. Desempenho das variáveis hidráulicas em relação à abundância

Podemos observar que na *Tabela III-III* temos relações significativas com a abundância, independentemente do conjunto de dados utilizado, nos casos das métricas diretas *(V e* V_2*)* e das variáveis que possuem equações com estrutura similar a *Fr* ($R_{2(micro)}$ e $R_{2(meso)}$). *Re* também apresentou uma relação significantiva com a abundância ao considerarmos todas amostras e apenas as de remanso. As variáveis R_* e $R_{*(micro)}$ não apresentaram relações significativas com a abundância assim como *Re* no ambiente corredeira. Apesar da significância encontrada para algumas relações, vale

destacar que os valores de *r*, que representa a força da relação, são baixos, não ultrapassando 0,369 para $R_{2(micro)}$.

3.3.2.2. Desempenho das variáveis hidráulicas em relação à riqueza

De maneira semelhante ao que observamos para a abundância, temos relações significativas entre a riqueza de táxons e a maioria das variáveis hidráulicas. Apenas as variáveis calculadas a partir do modelo básico de equação proposto por Reynolds (*Re,* R_* *e* $R_{*(micro)}$) não mostraram uma relação significativa (*Tabela III-III*). Novamente, apesar da significância pra algumas relações, os valores de *r* não são muito expressivos, não ultrapassando o valor de -0,436 para $R_{2(micro)}$ no mesohabitat corredeira.

3.3.2.3. Desempenho das variáveis hidráulicas quanto a sua capacidade preditiva

Tabela III-IV – Valores de r^2 para regressões lineares entre as variáveis hidráulicas e as medidas de diversidade: *abundância* e *riqueza*.

Variáveis Hidráulicas	Abundância	Riqueza
V	0.079*	0.037*
V_2	0.076*	0.060*
Fr	0.102*	0.061*
Re	0.041*	0.003
R_*	0.002	0.001
$R_{*(micro)}$	0.001	0.001
$R_{2(micro)}$	0.142*	0.108*
$R_{2(meso)}$	0.125*	0.081*

** Valores de p < 0,05.*

A capacidade das variáveis hidráulicas de prever os atributos da diversidade é representada pelo valor de r^2 (Tabela III-IV). O maior valor apresentado é o de $R_{2(micro)}$ com a capacidade preditiva de 14.2 % em relação à abundância. Os valores de r^2, embora baixos, tiveram significância estatística em quase todos os casos, com exceção dos de *Re* para a riqueza e R_* e $R_{*(micro)}$ para ambos os aspectos da biodiversidade.

3.3.3. A influência das escalas espaciais nas relações da biodiversidade com as variáveis hidráulicas

3.3.3.1. Influência do tipo de Mesohabitat

Apesar da clara distinção entre os dois tipos de Mesohabitat (remanso e corredeira) os resultados não mostram grandes diferenças da relação das variáveis hidráulicas com atributos da fauna nestes ambientes. Para a abundância os valores das relações, considerando os dados de remanso e corredeira, são bastante próximos sendo que o remanso apresenta valores ligeiramente maiores. Considerando a riqueza padronizada, as relações foram mais fortes na corredeira, com um distanciamento maior entre os dois mesohabitats do que o observado para a abundância, mas ainda com pouca variação. Os resultados estão descritos em detalhes na *Tabela III-III*.

3.3.3.2. Influência da escala para o cálculo das variáveis hidráulicas

Antes de tratar das variáveis hidráulicas que têm sido foco deste capítulo, vamos destacar o resultado das relações das duas métricas de velocidade com os aspectos da biodiversidade. A velocidade da água na superfície, representada por V, apesar da pequena diferença, apresentou relações mais fortes com a abundância do que V_2 (medida próxima ao substrato). O contrário foi observado para a riqueza padronizada, com V_2 apresentando os maiores valores e com uma maior diferença de valores de r entre as duas escalas. Apesar da inversão, os resultados mostram que a variação de escala produz relações muito similares para a Abundância, diferentemente da Riqueza, que apresenta uma maior variação para os valores de r quando contrapomos as duas variáveis. O padrão encontrado para as medidas de velocidade se repete ao

analisarmos a variação entre $R_{2(micro)}$ e $R_{2(meso)}$. Novamente temos valores de *r* muito próximos para abundância e relações um pouco mais fortes com a riqueza ao consideramos a microescala. As outras variáveis investigadas, seja pela pelos valores de *r* tendendo a zero ou pela ausência de paralelos para comparação, não contribuem para esta avaliação. Deste modo, a utilização de métricas referenciadas à diferentes escalas espaciais mostraram uma pequena influência na relação das variáveis hidráulicas com os atributos da fauna.

Realizamos uma simulação dos dados onde criamos mesohabitats virtuais, representados pelo agrupamento de três amostras de microhabitat espacialmente localizadas na mesma área de 1 m^2 do riacho. Vale destacar que, coincidentemente, as amostras de microhabitat selecionadas para compor as unidades virtuais eram todas referentes ao mesohabitat corredeira. Em seguida, utilizamos estes dados para avaliar como a perda de informação ao se adotar uma escala maior pode influenciar na relação das variáveis hidráulicas com os atributos da biodiversidade. Realizamos correlações entre os atributos da fauna e as variáveis hidráulicas para o conjunto de dados que representa os mesohabitats virtuais e para o que trás a informação original das amostras de microhabitat reais utilizadas para a simulação. Os resultados estão representados na *Tabela III-V*, e o primeiro ponto de destaque é a ausência de significância para as relações com a riqueza quando temos um incremento de escala. Enquanto que, para a escala de microhabitat, apenas *Re* não apresentou uma relação significativa, para a escala de mesohabitat, não houve relação significativa das variáveis hidráulicas com a riqueza padronizada. De maneira distinta, os valores de *r* para as relações das variáveis hidráulicas com a abundância apresentam um acréscimo para as variáveis R_* e $R_{*(micro)}$ e uma redução de *Fr*, $R_{2(micro)}$ e $R_{2(meso)}$ conforme houve o

incremento de escala. Para ambas as escalas, *Re* não mostrou relações significativas com a abundância.

Tabela III-V – Valores de *r* para correlações entre as variáveis hidráulicas e as medidas de diversidade: *Abundância* e *Riqueza Padronizada* para os conjuntos de dados Microhabitat e Mesohabitat.

Variáveis Hidráulicas	Microhabitat		Mesohabitat	
	Abundância	Riqueza padronizada	Abundância	Riqueza padronizada
Fr	0,59*	-0,48*	0,47*	-0,36
Re	0,23	-0,12	0,31	-0,30
R_*	0,65*	-0,50*	0,73*	-0,33
$R_{*(micro)}$	0,66*	-0,51*	0,71*	-0,35
$R_{2(micro)}$	0,67*	-0,54*	0,63*	-0,37
$R_{2(meso)}$	0,64*	-0,54*	0,56*	-0,37

** Valores de p < 0,05.*

3.4. Discussão

As condições hidráulicas são consideradas um dos maiores preditores do estabelecimento e distribuição da fauna e flora nos ambientes lóticos (BROOKS *et al.* 2005, BIGGS *et al.*, 2005, GRABA *et al.*, 2013). Isto ocorre porque o sucesso dos organismos em se fixarem e permanecer nestes ambientes pode ser determinado pela relação entre as condições hidráulicas e as características do substrato. (DITSCHE-KURU *et al.*, 2010, 2014, BIGGS and HINKEY, 1994). Apesar da importância reconhecida, as condições hidráulicas ainda podem ser consideradas como negligenciadas pela ecologia de riachos. Ainda são poucos os trabalhos que destacam a importância que a literatura atribui a esta, e talvez, um dos motivos para que isso ocorra seja a

dificuldade de mensurar, compreender e incorporar nas análises a complexa diversidade de condições hidráulicas a que os ambientes lóticos estão sujeitos.

Buscando contribuir com os métodos que avaliam as condições hidráulicas em riachos, primeiramente investigamos qual a relação entre variáveis que podem ser consideradas métricas representativas das condições hidráulicas no mesohabitat e microhabitat. Como todas as variáveis utilizadas são modulações da velocidade da água empregada em seu cálculo, os resultados da PCA evidenciaram a tendência esperada de que todas representem de algum modo o "movimento da água". Esta tendência generalizada foi evidenciada pelo eixo PCA1, que apresentou uma explicabilidade alta, de 83,33% e teve uma alta correlação com todas as variáveis hidráulicas (*r* variando de -0,86 a -0,96). A primeira vista, estes resultados sugerem a existência de uma coerência entre estas variáveis, ao ponto que todas seriam representativas da condição hidráulica. De modo diferente, o eixo PCA2, com uma menor explicabilidade (11,86%), apresentou grande variabilidade para os valores de *r*, mas com um padrão claro de distribuição entre as variáveis. Enquanto as velocidades medidas diretamente no campo (V e V_2) e as equações derivadas do *número de Froude* (Fr, $R_{2(micro)}$ e $R_{2(meso)}$) apresentaram uma relação positiva com PCA2, as derivadas do *número de Reynolds* (Re, R_* e $R_{*(micro)}$) mostraram uma relação inversa (*Figura 3.2*). Deste modo, o eixo PCA2 mostra um sinal da influência das equações matemáticas utilizadas para o cálculo das variáveis. Um fator que pode ter sido significante para este resultado é o uso da variável profundidade como fator atenuante da velocidade, que, no caso do grupo de equações inspirado no número de Froude, é empregada de forma direta.

Deixando de lado as diferenças entre as variáveis hidráulicas e se atendo aos maiores valores obtidos, considerando todas as amostras, as relações mais fortes foram de 0,369 para a abundância e - 0,368 para a riqueza, ambas para $R_{2(micro)}$. Estes valores, embora baixos, representam uma influência relevante sobre a fauna, mas que não pode ser melhor compreendida no universo de discurso deste trabalho, merecendo, portanto, um melhor detalhamento em trabalhos futuros. Quando passamos da avaliação da influência desempenhada pelas variáveis hidráulicas sobre a fauna e passamos a investigar como estas podem prever as variações da abundância e riqueza, encontramos o r^2 máximo de 0,14 para a abundância e 0,1 para riqueza, a variável $R_{2(micro)}$, que novamente apresentou o melhor desempenho dentre as outras variáveis, no entanto, apresentou uma capacidade preditiva muito baixa. Desta forma, o uso das variáveis hidráulicas, isolado de outras variáveis que sejam relevantes para a estrutura da fauna, não é eficiente para prever as variações da abundância e riqueza.

Os diferentes tipos de mesohabitats, aqui representados pelas corredeiras e remansos têm sua importância cada vez mais destacada na literatura (*e.g.* CRISCI-BISPO *et al.,* 2007; ROQUE & TRIVINHO-STRIXINO*,* 2001). Assumindo que as características que definem estes habitats são relevantes para representar ambientes distintos dentro dos riachos, dividimos o banco de dados e reavaliamos as relações das variáveis hidráulicas para a abundância e riqueza dos remansos e corredeiras. Considerando a abundância podemos observar (*Tabela III-III*) que os resultados são bastante semelhantes, já para a riqueza, apresentam relações ligeiramente mais fortes com as variáveis hidráulicas na corredeira do que as estabelecidas para o remanso. Ao idealizar estes testes, esperávamos uma relação significativa e negativa das variáveis hidráulicas tanto para a abundância, como para a riqueza, representando como o

aumento da instabilidade do meio poderia restringir a chegada e permanência dos organismos nos microhabitats. Esta relação com a abundância se justificaria tanto pela dificuldade dos organismos se manterem em um ambiente instável, a corredeira, como pela maior oferta de alimentos e diversidade de substratos (ver capítulo2) nos remansos. No caso da riqueza, os táxons sem adaptações morfológicas e ou comportamentais para as regiões hidraulicamente mais agitadas dificilmente seriam registrados nestas condições.

Nossos resultados atenderam as expectativas em relação à riqueza, no entanto, a relação positiva das variáveis hidráulicas com a abundância foi surpreendente. Trabalhos anteriores que investigaram a influência das condições hidráulicas sobre a fauna encontraram tanto relações negativas (BROOKS *et al.,* 2005) como positivas (QUINN & HICKEY, 1994) para a abundância e riqueza. Em seu trabalho, Brooks et al. (2005) atribui as possíveis diferenças às metodologias de amostragem utilizadas nos dois trabalhos. Um investigou apenas faunas de corredeiras (BROOKS *et al.,* 2005) e o outro tanto corredeiras como remansos (QUINN & HICKEY, 1994). Em nosso trabalho, encontramos um padrão intermediário tanto para as análises que avaliaram remansos e corredeiras como para as que consideraram apenas as corredeiras. Deste modo, os resultados discordantes entre os resultados do presente trabalho daqueles que investigaram a influência das condições hidráulicas em microescala (QUINN & HICKEY, 1994; BROOKS *et al.*, 2005) mostram que ainda há muito a ser investigado para compreender os mecanismos pelos quais as condições hidráulicas influenciam a fauna.

Uma explicação plausível para os resultados, aqui encontrados, seria o fato de a comunidade ser dominada por espécies muito adaptadas às condições de corredeira.

Resgatando resultados apresentados no capítulo 2 (*Tabela II-I*), considerando a classificação funcional dos táxons quanto à alimentação, temos a dominância de coletores (catadores e filtradores). Além disto, dos táxons mais abundantes, muitos são encontrados frequentemente em corredeiras com velocidade moderada, tal qual as presentes no Bocaina. Considerando os dez táxons mais abundantes, sete reúnem as duas características citadas anteriormente (*Simulium incrustatum*, *Leptohyphes* spp., *Paragrypopteryx* spp., *Parametriocnemus* sp.1, *Lopescladius* sp.1, *Farrodes* spp. e *Rheotanytarsus* spp.). Ainda se referindo aos resultados do capítulo 2, a composição da comunidade também pode ser explicada pelo predomínio de corredeiras no ambiente e pela afinidade da composição da fauna deste tipo de mesohabitat com a composição do substrato, que foi predominantemente rochoso. Pelo que foi apresentado, as condições hidráulicas, aqui neste trabalho, podem ser estruturadoras da fauna ao ponto de favorecer a dominância de táxons adaptados à corredeiras e substrato rochoso, o que justificaria uma relação positiva das variáveis hidráulicas com a abundância.

Passando para a questão das escalas espaciais e como estas influenciam as variáveis hidráulicas em sua relação com a fauna, vale destacar que as variáveis referenciadas na microescala apresentam relações mais fortes com a riqueza do que as variáveis equivalentes que são referentes à mesoescala. Este padrão pôde ser notado na Tabela III-III, e permitiu o questionamento sobre se a microescala potencializa o sinal da relação das variáveis hidráulicas com a fauna. Para melhor investigar este aspecto, realizamos uma simulação dos dados onde criamos mesohabitats virtuais para avaliar como a perda de informação, ao se adotar uma escala maior, pode influenciar na relação das variáveis hidráulicas com os atributos da biodiversidade.

Para isso, comparamos os resultados das análises feita para estes mesohabitats e para os microhabitats reais utilizados na simulação. Com a perda de informação na construção dos mesohabitats virtuais, o primeiro ponto de destaque é o desaparecimento do sinal de influência das variáveis hidráulicas sobre a riqueza conforme aumentamos a escala espacial da análise. Na escala de microhabitat, de seis variáveis hidráulicas avaliadas, cinco apresentaram relações significativas com a riqueza. Este resultado apoia a proposição de que a condição hidráulica na microescala é representativa de restrições que atuam na ocupação do habitat pelos diferentes táxons.

Em relação à abundância temos resultados semelhantes para as duas escalas espaciais. Isto demonstra que o sinal da relação entre as variáveis hidráulicas e abundância permanece, independentemente da mudança de escala espacial. Apesar da semelhança, foi possível perceber um padrão distinto de variação das relações entre variáveis derivadas do número de Froude e das derivadas do número de Reynolds. Os valores de *r* para as variáveis Re, R_* e $R_{*(micro)}$ aumentaram e os de Fr, $R_{2(micro)}$ e $R_{2(meso)}$ reduziram conforme houve o incremento de escala. No começo desta discussão destacamos a distinção entre estes dos grupos de variáveis, e, até o momento, o grupo derivado do número de Reynolds não podia ser considerado confiável para se estudar a abundância e a riqueza na microescala. Todavia, com esta modelagem, podemos notar uma tendência de aumento da força das relações deste grupo de variáveis com a abundância conforme há o aumento de escala. Esta tendência está de acordo com o fato de que, o número de Reynolds é amplamente utilizado em estudos de hidráulica em escalas maiores, para as quais foi concebido e adaptado (GORDON, et. al., 2004). Deste modo, consideramos que as variáveis baseadas

no número de Froude se mostraram mais confiáveis para a investigação da microescala, com destaque para $R_{2(micro)}$ que foi proposta no presente trabalho. Também consideramos, que por ser a primeira vez que esta equação é utilizada, seria adequado seu teste para outros conjuntos de dados sempre comparando com as métricas referenciadas pela literatura.

3.5. Referências Bibliográficas

Biggs B. J., Hickey C. W. (1994). Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand. *Freshwater biology, 32*(1), 49-59.

Biggs, B. J., Nikora, V.I., Snelder, T.H. (2005). Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications, 21*(2-3), 283-298.

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.

Crisci-Bispo, V. L., Bispo, P. C., & Froehlich, C. G. (2007). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in litter in a mountain stream of the Atlantic Rainforest from Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*,*24*(3), 545-551.

Davis, J. A., & Barmuta, L. A. (1989). An ecologically useful classification of mean and near-bed flows in streams and rivers. *Freshwater biology*, *21*(2), 271-282.

Ditsche-Kuru, P., Koop, J. H. E., Gorb, S. N. (2010). Underwater attachment in current: the role of setose attachment structures on the gills of the mayfly larvae Epeorus assimilis (Ephemeroptera, Heptageniidae). *The Journal of Experimental Biology,* 213(11), 1950-1959.

Ditsche, P., Michels, J., Kovalev, A., Koop, J., Gorb, S. (2014). More than just slippery: the impact of biofilm on the attachment of non-sessile freshwater mayfly larvae. *Journal of the Royal Society Interface,* 11(92), 1742-5662.

Graba, M., Sauvage, S., Moulind, F. Y., Urreaf, G., Sabaterf, S., Sanchez-Perez, J. M. (2013). Interaction between local hydrodynamics and algal community in epilithic biofilm. *Water Research,* 47, 2153-2163.

Quinn, J. M., & Hickey, C. W. (1994). Hydraulic parameters and benthic invertebrate distributions in two gravel-bed New Zealand rivers. *Freshwater biology*, *32*(3), 489-500.

Downes, B. J., & Hindell, J. S. (2000). What's in a site? Variation in lotic macroinvertebrate density and diversity in a spatially replicated experiment.*Austral Ecology*, *25*(2), 128-139.

Gordon, N. D., McMahon, T. A., & Finlayson, B. L. (2004). *Stream hydrology: an introduction for ecologists*. Wiley. com.

Growns I.O. & J.A. Davis (1994) Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrate communities in a Western Australian stream. Journal of the North American Benthological Society, 13, 417–438.

Jacobsen, D. (2005). Temporally variable macroinvertebrate–stone relationships in streams. *Hydrobiologia*, *544*(1), 201-214.

Roque, F. O. & Trivinho-Strixino, S., (2001). Benthic macroinvertebrates in mesohabitats of different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos, SP) – *Acta Limnologica Brasiliensis,* 13(2), 69-77.

Sheldon, F., & Walker, K. F. (1998). Spatial distribution of littoral invertebrates in the lower Murray–Darling River system, Australia. *Marine and Freshwater Research*, *49*(2), 171-182.

Smith, I. R., & Smith, I. R. (1975). *Turbulence in lakes and rivers* (p. 79). UK: Freshwater Biological Association.

Statzner, B., & Higler, B. (1986). Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater biology*, *16*(1), 127-139.

Capítulo 4 – Metacomunidades em microescala: uma nova perspectiva para o estudo da biodiversidade de sistemas lóticos?

Capítulo 4 – Metacomunidades em microescala: uma nova perspectiva para o estudo da biodiversidade de sistemas lóticos?

4.1 Introdução

A busca pelo entendimento dos principais fatores determinantes da estruturação das comunidades tem sido um dos principais focos da Ecologia. Um dos pilares deste tema é o pressuposto de que a disponibilidade de nichos determina a diversidade de espécies de uma comunidade. Esta perspectiva clássica nos remete à teoria de nicho ecológico (HUTCHINSON 1957) que foi desenvolvida ao longo do século XX se tornando um marco para a ecologia de comunidades (CASE 1981; TOKESHI 1990). Esta teoria considera que a comunidade é estruturada pelas necessidades particulares a cada espécie e como estas ocupam e se mantém nos nichos existentes. Dito de outra forma, a combinação local de condições ambientais e recursos determina a diversidade de espécies da comunidade. Partindo deste pressuposto é possível projetar que quanto maior a disponibilidade de nichos em uma comunidade, maior será sua diversidade.

Atualmente, a teoria de nicho ainda é um forte paradigma, mas, na última década, passou a dividir a atenção dos pesquisadores com a teoria neutra proposta por HUBBELL (2001). Esta nova perspectiva introduziu um debate sobre os processos

estruturadores da comunidade que fogem do determinismo característico da teoria de nichos. Para a teoria neutra, como espécies troficamente similares possuem equivalência funcional e aproximadamente a mesmas taxas de nascimento, morte, dispersão e especiação (HUBBELL, 2005), a dispersão aleatória dos indivíduos têm um papel central na estruturação das comunidades. Deste modo, a diversidade de uma comunidade seria reflexo de fatores estocásticos na demografia da população e da própria limitação de dispersão dos indivíduos (HUBBELL, 2001; 2005). Dito de uma forma mais simplificada, podemos considerar que a diversidade de espécies de uma comunidade depende da migração aleatória de indivíduos das comunidades adjacentes.

Estas duas teorias aparentemente são extremos de um contínuo, no qual a estrutura de diferentes comunidades é resultado de um balanço de processos determinísticos e estocásticos. Dessa forma, as comunidades reais apresentam estrutura que são melhor explicadas pelo balanço de mecanismos enfatizados por ambas teorias (GRAVEL *et al.* 2006; LEIBOLD & MCPEEK 2006). Neste sentido, muitos trabalhos têm buscado integrar estas duas teorias no sentido de explicar a estruturação de comunidades.

Assim, com o reconhecimento da teoria neutra pela comunidade científica, houve o advento da abordagem de metacomunidades que busca utilizar tanto os princípios da teoria de nicho (e.g. combinação local de fatores ambientais ou bióticos) como os da teoria neutra (e.g migração) para melhor compreender a estruturação espacial das comunidades. Uma metacomunidade representa um conjunto de comunidades interconectado por meio da dispersão de indivíduos de diferentes espécies. A importância dos fatores ambientais locais e espaciais para a estruturação

da metacomunidade depende da capacidade de dispersão das populações. Isto é, enquanto populações com grande mobilidade espacial provavelmente são limitadas pela combinação local de fatores ambientais e bióticos, populações com baixa capacidade de dispersão podem encontrar dificuldades de colonização e de transposição de barreiras espaciais.

A abordagem de metacomunidades tem como referência quatro modelos teóricos principais (LEIBOLD *et al*., 2004; GÖTHE *et al*., 2013): 1) O Modelo da Dinâmica de Manchas (PD, *patch-dynamic model*) assume que as manchas de habitat adequadas são idênticas e que podem estar ocupadas ou não. Neste modelo diversidade de espécies em cada mancha é dependente da capacidade de dispersão das populações e das taxas de extinção e colonização; 2) O Modelo Neutro (NM, *Neutral Model*) assume que as manchas são idênticas e as espécies similares no que se refere a capacidade competitiva e de dispersão. Assim, a composição local é determinada pelos movimentos aleatórios dos indivíduos, o que altera as frequências relativas das espécies. 3) O Modelo "Species Sorting" (SS, *Species Sorting Model*) assume que as manchas de habitat são distintas e as espécies ecologicamente diferentes. Este modelo se aproxima muito da teoria de nicho ao considerar que a dispersão populacional é suficiente para que as espécies consigam chegar até as manchas adequadas ao seu desenvolvimento. 4) O Modelo de Efeito de Massa (ME, *Mass Effect*) assume que as manchas de habitat são distintas, que as espécies são ecologicamente distintas e que a dispersão é forte o suficiente para afetar a composição faunística local. Este modelo aponta que espécies com pouco potencial competitivo podem evitar a extinção local migrando para ambientes onde possuem maior afinidade.

Os trabalhos sobre metacomunidades em ambientes lóticos têm focado em escalas regionais e da bacia hidrográfica e apontam que a estruturação da fauna pode ser explicada pelo balanço entre fatores espaciais e variáveis ambientais (SIQUEIRA *et al*. 2012; SHIMANO *et al*. 2013) com uma maior contribuição das últimas para a explicabilidade geral dos modelos (LANDEIRO *et al.* 2012; SHIMANO *et al*. 2013). Nas escalas normalmente estudadas, as metacomunidades de ambientes lóticos se encaixam principalmente nos modelos SS e SS+ME (LEIBOLD ET AL., 2004; COTTENIE, 2005).

Apesar dos diversos trabalhos feitos para metacomunidades de ambientes aquáticos, incluindo ambientes lóticos, estarem contribuindo para conhecimento do papel relativo dos fatores espaciais e ambientais sobre as comunidades, inexiste trabalho dessa natureza enfatizando microhabitats. Para os macroinvertebrados aquáticos, considerando seu tamanho corpóreo médio, os microhabitats representam a escala na qual estes organismos interagem de maneira mais intensa (ROBSON & BARMUTA, 1998). Apesar da ênfase dos trabalhos de metacomunidades ser a macroescala, a abordagem e ferramentas utilizadas nestes trabalhos também podem ser promissoras para a melhor compreensão de como as condições ambientais e espaciais influenciam a estrutura das comunidades em microescala.

Considerando a variabilidade de habitats dentro de um riacho, é possível observar uma grande heterogeneidade, tanto no nível de mesoescala, quanto no de microescala. Para avaliar esta heterogeneidade, o conceito de arquitetura do microhabitat pode ser bastante útil. Este conceito foi abordado de forma secundária no trabalho de ROBSON (1996), que sugeriu sua utilização para evitar possíveis confusões em descrições experimentais, como, por exemplo, ao utilizar termos como complexidade e heterogeneidade para caracterizar o substrato. Ainda segundo a

autora, a arquitetura do habitat pode ser representada por diferentes dimensões como o tipo de substrato, textura e características peculiares como fendas e presença de vegetação. Apropriando-se deste conceito, podemos aproximá-lo da teoria de nicho, utilizando as múltiplas dimensões que podem ser atribuídas à arquitetura para caracterizar as condições e recursos disponíveis em cada microhabitat. Considerando o ambiente lótico e as necessidades dos organismos, que em sua maioria são imaturos, podemos definir três dimensões básicas da arquitetura do microhabitat: a) instabilidade do meio - representando as forças hidráulicas que agem sobre os indivíduos; b) potencialidade de refúgios - podendo ser vinculada ao ambiente em três dimensões formado pelo substrato; c) disponibilidade de alimento no ambiente. Para representar estas dimensões, devem-se adotar métricas condizentes com a microescala, assim como a coleta dos organismos aquáticos também deve estar ajustada à realidade do microhabitat.

No presente trabalho, utilizamos a fauna de macroinvertebrados aquáticos para testar o papel de fatores ambientais associados a arquitetura do habitat e de fatores espaciais (dispersão) sobre a estruturação da fauna associada a diferentes microhabitats de um riacho. Como, os riachos apresentam uma grande variabilidade de habitats, nós hipotetizamos que o componente ambiental terá um importante papel na estruturação da fauna e que os nossos dados serão melhor explicados pelos modelos SS ou SS+ME.

4.2 Materiais e métodos

Este capítulo utiliza o mesmo banco de dados utilizado no capítulo anterior. A área de estudo e os métodos de coleta dos dados utilizados podem ser encontrados na *seção 2.2.* Seguiremos, aqui, com o detalhamento das análises realizadas neste capítulo.

4.2.1. Análise dos Dados

Analisamos a abundância, a riqueza e composição utilizando regressões múltiplas e Análise de Redundância (pRDA) parciais (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). No caso da riqueza, como normalmente esta variável é afetada pela abundância, houve a necessidade de padronizá-la. Para isso, utilizamos como riqueza padronizada os valores dos resíduos da regressão entre abundância e riqueza (JACOBSEN, 2005).

Para avaliar o efeito das variáveis espaciais e ambientais sobre a fauna, realizamos três modelos estatísticos distintos: duas regressões parciais considerando a abundância total e riqueza padronizada como variáveis dependentes; e uma RDA (Análise de Redundância parcial) utilizando a matriz de composição faunística formada pela abundância dos táxons em cada amostra. Para realizar as análises utilizamos as variáveis representativas da arquitetura do microhabitat registradas durante a coleta e a variável hidráulica $R_{2(micro)}$ (*ver seção 3.2.2.5*). As variáveis espaciais foram representadas pelos autovetores com autovalores positivos extraídos de uma matriz de distâncias, obtidas utilizando o método PCNM (*Principal Coordinates of*

Neighbourhood Matrix) (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998), e que apresentaram autocorrelação espacial segundo o índice de *Moran´s I* (BORCARD & LEGENDRE, 2002).

Antes das análises, as variáveis ambientais e espaciais foram selecionadas utilizando o método *forward selection* (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). Assim, incluímos na análise apenas as variáveis ambientais e espaciais que contribuem para explicar a abundância, riqueza e a composição da fauna. Em seguida, utilizamos uma regressão parcial múltipla com o objetivo de particionar os efeitos específicos do ambiente e do espaço sobre a abundância total, a riqueza padronizada e a RDA parcial para particionar estes efeitos sobre a composição (BORCARD *et al.* 1992; LEGENDRE & LEGENDRE 1998; BEISNER *et al.* 2006). As seguintes frações foram avaliadas: componente ambiental [E], componente espacial [S], componente ambiental independente do espaço [E|S], componente espacial independente do ambiente [S|E], componente ambiental indissociável do componente espacial [E+S] e componente não explicado [R]. Utilizamos o R^2 ajustado para estabelecer a explicabilidade de cada fração em relação à variância total do modelo (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998; BEISNER *et* al., 2006; PERES-NETO *et* al., 2006). Para classificar a estrutura de significância da partição da variância de acordo com os modelos de metacomunidades, adotamos o método proposto por COTTANIE (2005).

Como no caso da composição o espaço foi altamente significativo, construímos um correlograma de Mantel com o objetivo de avaliar mais detalhadamente o seu papel sobre a composição faunística (BORCARD & LEGENDRE, 2012). As matrizes utilizadas para esta análise foram as de distância geográfica entre as amostras e a matriz de dissimilaridade de *Bray Curtis*. As análises mencionadas nessa seção foram realizadas

no ambiente computacional R versão 3.03 (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2014), associado aos pacotes PCNM (LEGENDRE *et al.* 2010) para a obtenção das variáveis espaciais, packfor (DRAY *et al*., 2009) para a seleção de variáveis e vegan (OKSANEN *et al.,* 2011) para a regressão múltipla, RDA e correlograma de Mantel.

4.3. Resultados

As análises descritas a seguir utilizam a abundância de indivíduos e a riqueza de táxons em cada amostra de microhabitat. Devido ao fato de a riqueza apresentar uma forte correlação com a abundância (r = 0,88; P < 0.01) (Figura 4.1), padronizamos a riqueza retirando o efeito intrínseco da abundância e utilizamos como riqueza padronizada os valores dos resíduos da regressão entre abundância e riqueza.

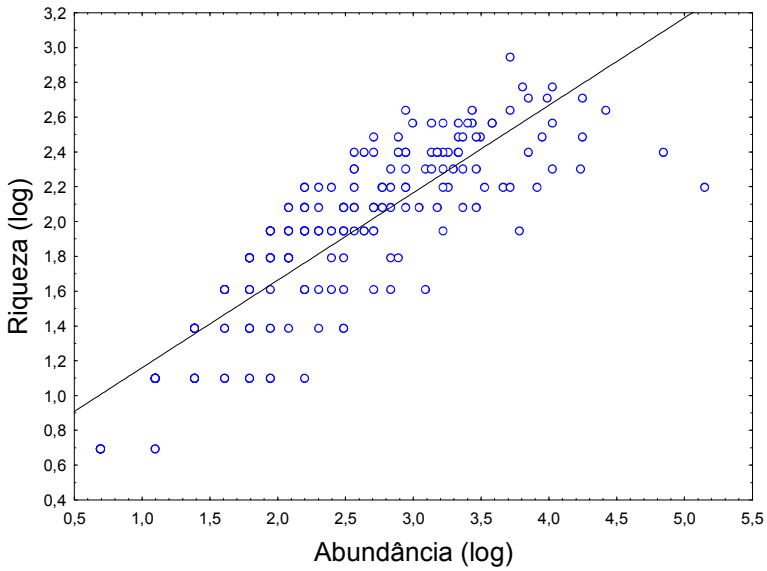


Figura 4.1 - Gráfico de dispersão representando a relação entre a abundância e a riqueza de táxons.

Nos dois primeiros modelos estatísticos realizados, utilizamos regressões múltiplas parciais tendo a abundância e a riqueza padronizada como variáveis independentes e as variáveis ambientais e espaciais como independentes. Os resultados para as duas regressões foram muito semelhantes, com a fração da variância explicada pelas variáveis ambientais sendo de 3,8% nos dois casos. As variáveis ambientais selecionadas no processo de *forward selection* também foram as mesmas (matéria orgânica disponível, profundidade, $R_{2(micro)}$ e tipo de mesohabitat) e os valores dos resíduos foram de 0,956 para a abundância e 0,954 para a riqueza padronizada. Apenas a abundância foi explicada pelas variáveis espaciais, 0,7% da variabilidade.

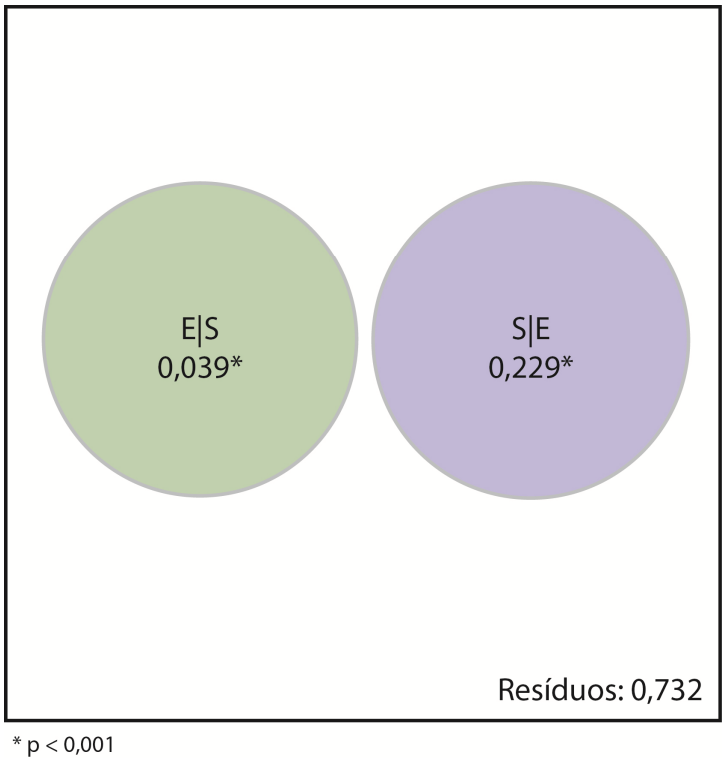


Figura 4.2 - Gráfico representando a variância da RDA construída para avaliar a influência das variáveis ambientais e espaciais na estrutura da fauna. E|S representa a fração da variância explicada pelas variáveis ambientais. S|E representa a fração da variância explicada pelas variáveis espaciais. Os Resíduos representam a fração da variância que não é explicada nem pelas variáveis ambientais, nem pelas variáveis espaciais.

No modelo que avaliou a composição faunística por meio de uma RDA, tanto o espaço como o ambiente foram significantes para explicar as frações da variância. As variáveis ambientais que contribuíram para o modelo foram as mesmas citadas para os modelos descritos acima e os valores da partição da variância estão representados na Figura 4.2. Os resultados supracitados podem ser encontrados na *Tabela IV-I*.

Tabela IV-I - Resultados da análise de regressão parcial múltipla (abundância total e riqueza) e Análise de Redundância Parcial (RDAp)

	Frações da variância[1]					
	E	S	E|S	S|E	R	E∩S
abundância	0,038	0,006	0,038	0,007	0,954	_
riqueza padronizada	0,038	_	_	_	0,961	_
composição	0,038	0,228	0,039	0,229	0,732	_

[1]Os componentes da variância são: E - ambiente; S - espaço; E|S - ambiente independente do espaço, S|E - espaço independente do ambiente; R - resíduos; E∩S - ambiente indissociável do espaço.

Para compreender como a estrutura da fauna é influenciada pelas variáveis espaciais, construímos um correlograma de Mantel que é apresentado na Figura 4.3. Podemos observar uma correlação negativa entre os pontos mais próximos, representando faunas significativamente distintas. Considerando as maiores distâncias temos correlações positivas, algumas significativas, as quais indicam uma semelhança entre as composições faunísticas.

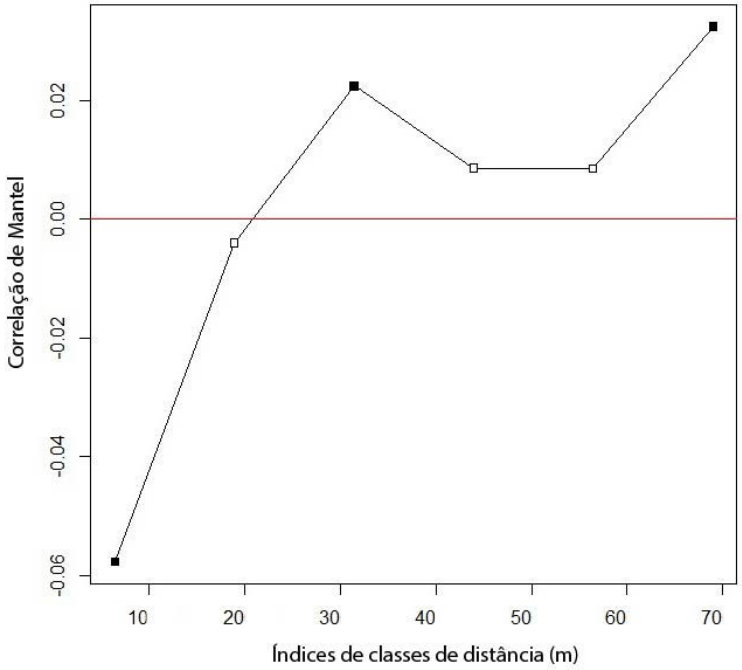


Figura 4.3 - Correlograma de Mantel representando a correlação espacial da estrutura da fauna em relação ao índice de classes de distâncias (cm). Marcadores preenchidos representam correlações significativas.

4.4. Discussão

Avaliamos a influência das variáveis ambientais e espaciais na estrutura da fauna considerando três métricas relacionadas a esta: abundância, riqueza e a composição. Para a abundância utilizamos o número total de indivíduos encontrados em cada amostra. A riqueza, por ser fortemente relacionada com a abundância ($r = 0,88$; $P < 0.01$) (*ver Figura 4.1*), foi padronizada (resíduos da regressão entre abundância e riqueza). Estas duas variáveis apresentaram resultados muito semelhantes, com uma pequena fração de sua variância (3,8%) explicada pelas variáveis ambientais. Embora baixa, a explicabilidade proporcionada pelas variáveis ambientais aproxima nossos resultados da teoria de nichos ecológicos, ressaltando a importância da combinação de fatores ambientais na escala de microhabitats para o estabelecimento de indivíduos e de táxons. As variáveis espaciais explicaram 0,7% da variância da abundância e não foram significativas para riqueza. Estes resultados sugerem que a dimensão espacial limita a dispersão dos indivíduos, mas não ao ponto de influenciar o estabelecimento de novos táxons aos microhabitats. Devemos destacar o fato de que, apesar da significância encontrada para as variáveis espaciais em relação à abundância, a explicabilidade foi muito baixa.

Levando em consideração a escala espacial adotada neste trabalho, os nichos ecológicos são representados pela arquitetura dos microhabitats. Ao considerar esta arquitetura, não tratamos apenas da estrutura tridimensional do habitat e todas as suas particularidades físicas e estruturais. Aqui, utilizamos um conceito mais amplo de arquitetura onde a disposição dos elementos e de condições são importantes para que os habitantes realizem suas atividades. Nos ambientes lóticos a estrutura do

microhabitat pode ser resumida em três dimensões principais: a) estrutura física tridimensional; b) hidrodinâmica do meio; c) disponibilidade de alimento. Nas análises realizadas para a abundância e a riqueza, as variáveis ambientais (dentro dos parênteses a letra referente à dimensão a que a variável se refere) significativas foram *matéria orgânica disponível* (c), *profundidade* (a e b), $R_{2(micro)}$ (b) e *tipo de mesohabitat* (a, b e c). Ao observar estas variáveis que contribuíram para a construção dos modelos estatísticos notamos que as três dimensões básicas da arquitetura do microhabitat foram representadas. Embora a conjunção destas variáveis não seja suficiente para atuar como um preditor eficiente para a abundância e a riqueza, sua influência sobre essas variáveis é significativa e pode representar um filtro ambiental atuando sobre o número de organismos e táxons.

Considerando os quatro principais modelos de referência para a teoria de metacomunidades: "*Species Sorting*"(SS); efeito de massa(ME); dinâmica de manchas (PD); e o modelo neutro (NM) (LEIBOLD *et al*., 2004; GÖTHE *et al*., 2013), utilizamos o método proposto por COTTANIE (2005) para classificar a estrutura da metacomunidade representada pela composição faunística. A presença de significância para as frações E|S e S|E da variância, é classificada como SS+ME, e, como a fração da variância explicada pelo espaço foi de 22,9%, que é pelo menos cinco vezes maior do que a fração explicada pelo ambiente (3,8%), o papel da dispersão dos organismos na estruturação da composição faunística ganha destaque.

Para as escalas regionais, grande parte dos trabalhos sobre metacomunidades em ambientes lóticos também podem ser classificados como SS ou SS+ME. No caso, a estruturação da fauna é explicada tanto pelos fatores espaciais como pelas variáveis ambientais (SIQUEIRA *et al*. 2012; SHIMANO *et al*. 2013), tal qual os resultados

encontrados neste trabalho. No entanto, há uma inversão na dominância entre ambiente e espaço, com uma maior contribuição das variáveis ambientais para a explicabilidade geral dos modelos considerando a macroescala (LANDEIRO *et al.* 2012; SHIMANO *et al*. 2013) e destaque para a poder explicativo das variáveis espaciais na variância da composição da fauna na microescala aqui representada.

A pRDA selecionou, para a compor a análise de partição de variância, PCNMs representativos de média e pequena escalas, assim, destacando a importância da meso e microescala nas alterações espaciais da composição faunística. Esta importância também foi evidenciada pelo correlograma de Mantel que representou locais próximos (aproximadamente 6 m) apresentando composições faunísticas distintas. Ambas as análises apontam que microhabitats com faunas muitos diferentes podem ocorrer em distâncias muito próximas. Além disso, está representado no correlograma que microhabitats com composições de fauna parecidas podem ser encontrados em distâncias maiores (aproximadamente 32 e 69 m). Estes resultados estão de acordo com o trabalho de COSTA & MELO (2008) que encontrou uma beta diversidade maior para microhabitats adjacentes em um mesmo riacho do que para microhabitats do mesmo tipo localizados em diferentes regiões do riacho ou em diferentes riachos. Outros trabalhos também apontam variações na composição da fauna em microhabitats dentro de um mesmo mesohabitat (BROOKS *et* al., 2005).

A variância da composição explicada pelas variáveis ambientais e espaciais foi de apenas 26,8% resultando em uma fração não explicada de 73,2%. Apesar do alto valor para os resíduos, em estudos ecológicos, resultados similares são comumente encontrados (PANDIT *et* al., 2009). A variação não explicada pode ser atribuída a fatores estocásticos que impactam a comunidade bem como a variáveis que não foram

incluídas nas análises como, por exemplo, as interações ecológicas (PANDIT et al., 2009; SCHULZ et al. 2012). Deste modo, nossos resultados, baseados nos dados perceptíveis na perspectiva da microescala, evidenciaram a influência da arquitetura do microhabitat e do espaço na estruturação da fauna.

4.5. Referências Bibliográficas

Beisner, B. E., Peres-Neto, P. R., Lindström, E. S., Barnett, A., & Longhi, M. L. (2006). The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, *87*(12), 2985-2991.

Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, *73*(3), 1045-1055.

Borcard, D., & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, *153*(1), 51-68.

Borcard, D., & Legendre, P. (2012). Is the Mantel correlogram powerful enough to be useful in ecological analysis? A simulation study. *Ecology*,*93*(6), 1473-1481.

Brooks, A. J., Haeusler, T. I. M., Reinfelds, I., & Williams, S. (2005). Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, *50*(2), 331-344.

Case, T. J. (1981). Niche packing and coevolution in competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *78*(8), 5021-5025.

Costa, S. S., & Melo, A. S. (2008). Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components.*Hydrobiologia*, *598*(1), 131-138.

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, *8*(11), 1175-1182.

Dray, S. with contributions of P. Legendre & G. Blanchet, 2009. Packfor: forward selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-7/r58. Disponível em http://r-forge.r-project.org/projects/sedar/

Göthe, E., Angeler, D. G., & Sandin, L. (2013). Metacommunity structure in a small boreal stream network. *Journal of Animal Ecology*, *82*(2), 449-458.

Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, *9*(4), 399-409.

Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)* (Vol. 32). Princeton University Press.

Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, *19*(1), 166-172.

Hutchinson G.E., (1957). Population studies – animal ecology and demography: concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415–427.

Jacobsen, D. (2005). Temporally variable macroinvertebrate–stone relationships in streams. *Hydrobiologia*, *544*(1), 201-214.

Landeiro, V. L., Bini, L., Melo, A. S., Pes, A., Oliveira, M., & Magnusson, W. E. (2012). The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages.*Freshwater Biology*, *57*(8), 1554-1564.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, *7*(7), 601-613.

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

Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Developments in environmental modelling 20. Numerical ecology. *Second English Edition. Amsterdam, the Netherlands: Elsivier Science*.

Legendre, P., Cáceres, M. D., & Borcard, D. (2010). Community surveys through space and time: testing the space-time interaction in the absence of replication. *Ecology*, *91*(1), 262-272.

Oksanen, J., F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R.B. O'Hara & G.L. Simpson, 2011. Vegan: Community Ecology Package (R package version 1.17-6). Disponível em http://cran.r-project.org/package=vegan

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

Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S., & Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, *87*(10), 2614-2625.

R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em <http://www.r-project.org> acesso em: 20/08/2012.

Robson, B. J. (1996). Habitat architecture and trophic interaction strength in a river: riffle-scale effects. *Oecologia*, *107*(3), 411-420.

Robson, B. J., & Barmuta, L. A. (1998). The effect of two scales of habitat architecture on benthic grazing in a river. *Freshwater Biology*, *39*(2), 207-220.

Shimano, Y., Juen, L., Salles, F. F., Nogueira, D. S., & Cabette, H. S. R. (2013, January). Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 49, No. 01, pp. 31-41). EDP Sciences.

Schulz, G., Siqueira, T., Stefan, G., & Roque, F. D. O. (2012). Passive and active dispersers respond similarly to environmental and spatial processes: an example from metacommunity dynamics of tree hole invertebrates.*Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, *181*(4), 315-326.

Siqueira, T., Bini, L. M., Roque, F. O., Marques Couceiro, S. R., Trivinho-Strixino, S., & Cottenie, K. (2012). Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*,*35*(2), 183-192.

Tokeshi, M. (1990). Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *Journal of Animal Ecology*, *59*(3), 1129-1146.

Considerações finais

Considerações finais

Introduzimos o leitor a este trabalho tratando da importância de se investigar as comunidades de macroinvertebrados aquáticos pela perspectiva da microescala. Dentre as possíveis razões para tal, a que merece destaque é que o microhabitat representa a escala na qual estes organismos realmente interagem com o ambiente. Como dito anteriormente, reforçamos a ideia de que aproximar da microescala, é se aproximar da biologia dos macroinvertebrados aquáticos.

A cada capítulo subsequente, começando por uma descrição e avaliação detalhadas do método de coleta utilizado para este trabalho, tentamos destacar a importância da microescala, e, como esta perspectiva permitiu o acesso a informações sobre a estrutura da fauna que não seriam captadas por testes realizados em outras escalas. A relação da dissimilaridade do substrato com a diversidade beta de macroinvertebrados, apresentada no capítulo 2, foi um exemplo do que foi dito, pois, em um ambiente tão heterogêneo como o Bocaina, um amostrador menor garantiu um melhor detalhamento das características do substrato. Outro exemplo de como a informação complexa gerada na microescala permitiu uma melhor compreensão da microdistribuição da fauna, foi o desempenho da variável hidráulica $R_{2(micro)}$. As relações mais fortes com a estrutura da fauna, se comparadas às das outras variáveis, foram um reflexo da referência desta variável à microescala, como, por exemplo, a presença da dimensão fractal do microhabitat em sua equação.

Cada resultado apresentado, a importância das microescalas foi destacada, sendo evidenciadas da forma mais clara no capítulo 4, onde a alta fração da variância da composição da fauna, explicada pelas variáveis espaciais ilustrou a importância da microescala de forma objetiva. Deste modo, considerar a perspectiva da microescala em ecologia de riachos pode revelar resultados inéditos e mecanismos de estruturação da fauna ainda desconhecidos.

APÊNDICES

Apêndice 1 – O Amostrador de Microhabitat

Projeto básico

O projeto deste amostrador partiu da necessidade de utilizar um artefato capaz de amostrar o substrato de um riacho em uma escala que fosse referente ao microhabitat. O projeto básico foi pensado primeiramente com uma abertura quadrada com 10 cm de lado, representando uma miniatura do, amplamente utilizado, amostrador de Surber. A solução simples de reduzir o tamanho do amostrador de Surber se mostrou ineficaz, pois a movimentação das mãos do coletor impacta muito a área a ser coletada. Como um amostrador de Surber possuiu uma área quadrada com 30 cm de lado, o distúrbio gerado na hora da coleta não é tão grande quanto é para uma área com 10 cm de lado. Devido à perturbação na água alguns macroinvertebrados aquáticos, que são bons nadadores, podem fugir antes de serem capturados prejudicando a amostragem.

Para solucionar o problema do impacto causado na comunidade bentônica pelo manuseio de um amostrador de pequena escala na amostragem, invertemos a lógica do procedimento de coleta. Ao invés de colocar o material biológico dentro de uma rede, tal qual é feito com o amostrador de Surber, decidimos reservar o material que será coletado dentro do amostrador para evitar a fuga dos organismos. Em seguida, o

coletor, já com o conteúdo da amostra isolado, deve limpar a área entorno do amostrador para que os organismos ali presentes não sejam capturados por engano. Após a limpeza, a coleta do material que está encerrado dentro do amostrador deve ser feita com uma rede de tamanho apropriado ao amostrador, que seja capaz de coletar o conteúdo interno sem perdas, e com malha adequada às finalidades do projeto de pesquisa. Nossa recomendação é a confecção de uma rede em D com malha com espessura de 250 µm.

Solucionado o problema da interferência na hora da coleta, outra adaptação foi a conversão da área de abertura do amostrador de um quadrado, como o de Surber, para um círculo. O amostrador com abertura em forma de círculo se adapta mais facilmente ao substrato rochoso, o que facilita seu manuseio em campo. Deste modo, seguindo as especificações acima, o projeto era de um amostrador com abertura circular com 10 cm de diâmetro e uma cavidade interna para acomodar a amostra até sua retirada. Também sabíamos que o material empregado deveria ser resistente a impactos que seriam inevitáveis durante o trabalho no riacho, e decidimos por um chassi de plástico.

Desenvolvemos o protótipo, e no primeiro teste, ficou evidente a necessidade adaptarmos um componente de vedação da abertura do amostrador. Esta interface permitiria que o amostrador se conformasse à irregularidade da superfície de contato evitando a fuga dos organismos de seu interior por brechas entre a borda da abertura e o substrato. Outro fator crítico foi a necessidade de uma abertura para a saída do ar do interior da câmara de contenção de amostras, pois, ao mergulhar o amostrador na água, a saída brusca do ar contido no seu interior impactava a amostragem. Para

solucionar este problema, adaptamos uma mangueira para a saída de ar na extremidade oposta à da abertura. No orifício onde a mangueira foi fixada, colamos uma rede para evitar perda de material contido dentro da câmara interna.

O projeto básico se mostrou eficiente para a coleta de organismos bentônicos, tanto macroinvertebrados como algas ou musgos. A borracha que foi anexada para melhor vedação da abertura do amostrador se mostrou eficaz na maioria dos substratos testados, tais como areia, argila, cascalho grosso, folhiço, sedimento e pedras maiores. A utilização do projeto básico em sua versão final (Figura 1) é recomendada para estudos que investiguem a comunidade de organismos bentônicos de riachos na escala de microhabitat.

Inclusão do módulo de captura de imagens

Desenvolvemos uma adaptação para que, durante a coleta, o coletor possa registrar as características do substrato coletado por meio de imagens subaquáticas. Em alguns trabalhos, onde há necessidade de quantificar de forma mais precisa os componentes do substrato, como por exemplo estimar a presença de folhiço, ou então, quantificar a área ocupada por manchas de algas, a análise destas imagens pode ser uma ferramenta muito útil.

A primeira adaptação necessária é criar um nicho na extremidade oposta à abertura do amostrador para abrigar uma câmera digital à prova d'água. A câmera precisa estar posicionada de modo que a objetiva fique centralizada em relação à

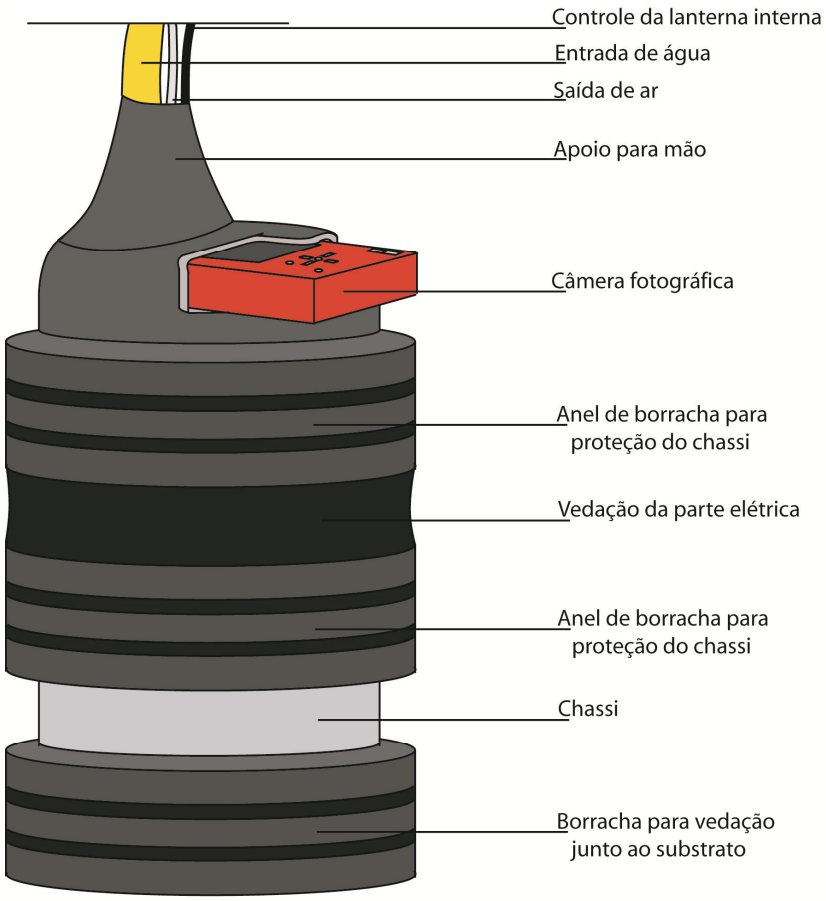
abertura e à uma distância focal que permita a captura de imagens com qualidade. Vale lembrar que é necessário saber das especificações técnicas da câmera para calcular a distância que a lente deve ficar da abertura.

Além do posicionamento da câmera, outro fator importante é a criação do mecanismo de interface ar-água. Se a câmara interna do amostrador não estiver preenchida por líquido, devido à reflexão da luz, as fotografias mostrarão apenas a superfície da água. Deste modo, é necessário fixar uma mangueira para a entrada de água, próxima à mangueira de saída de ar, para preencher o interior do amostrador com água quando a profundidade do riacho não for suficiente para fazê-lo. No nosso protótipo utilizamos uma câmera fotográfica Olympus modelo X-560WP, que possui uma lente recuada em relação ao chassi. Ao posicionar a câmera dentro do amostrador, a lente fica voltada para baixo e o recuo cria um espaço onde uma bolha de ar fica aprisionada ao preenchermos o espaço interno do amostrador com água. Isto prejudica muito a qualidade das fotos e para evitar este problema, uma lamina de vidro foi fixada de modo a isolar a cavidade interna do amostrador da lente da câmera fotográfica. Como o vidro utilizado é plano e fixado de forma levemente inclinada, as bolhas deslizam em sua superfície e vão para a saída de ar. Com este isolamento, a lente da câmera fica posicionada sobre o vidro, no meio aéreo e isolada da água por vedação. Deste modo, ao preencher o amostrador com água, temos um sistema lente-ar-vidro-água que permite o registro de fotografias nítidas do substrato.

Como estamos falando de fotografias, a quantidade e qualidade de luz que chega ao substrato é fundamental para a qualidade das imagens. Em um primeiro teste, como utilizamos um amostrador com um chassi de plástico transparente, a

quantidade de luz externa que chegava à superfície a ser fotografada era relevante e variava muito de acordo com condições de sombreamento externo. Essa variação na quantidade de luz trazia uma dificuldade para regular a câmera fotográfica. Para evitar este problema o amostrador foi revestido com uma camada de borracha preta para evitar a entrada de luz e equipado com um sistema de iluminação interno. Este sistema consiste em uma coroa de LEDs[1] direcionais de luminosidade variável que podem ser controlados remotamente. O iluminador principal possui oito LEDS direcionados para baixo que iluminam diretamente o substrato. O iluminador secundário possui 60 LED´s no perímetro do tubo, iluminando o substrato de forma difusa. A alimentação dos LEDs e o potenciômetro que contra a intensidade da luz foram instalados em um dispositivo externo ligado ao amostrador por um fio que acompanha as mangueiras de entrada de água e saída de ar.

[1] LED – Sigla em inglês para Diodo Emissor de Luz.



Amostrador de microhabitats com captura de imagem

Figura 1 - Ilustração representando o amostrador de microhabitat

Apêndice 2 – A régua de irregularidade

Projeto Básico

A necessidade de avaliar a irregularidade do substrato em uma escala referente ao mesohabitat fez com que esta régua de irregularidade fosse idealizada. Este projeto foi influenciado pela descrição e utilização de um artefato similar no trabalho de Brooks et al. (2005), mas como não há um descrição detalhada do artefato, não foi possível resgatar as informações necessárias para a recriação do modelo. Deste modo construímos o artefato a nosso modo, com materiais de fácil acesso, priorizando a facilidade de operação, resistência e durabilidade.

O artefato que se assemelha a uma "espinha de peixe" (Fig. 1) deve ser segurado paralelamente ao fluxo da água, em seguida, cada régua móvel deve ser empurrada para baixo até que toque o substrato. Registrar o posicionamento de cada régua móvel em relação ao chassi principal permite avaliar a irregularidade do substrato.

Como a régua sempre será utilizada em contato com a água, escolhemos materiais que fossem resistentes ao meio e também a possíveis impactos devido ao manuseio em meio a corredeiras: placas de nylon, chapas, arrebites e réguas de alumínio e borrachas utilizadas para a vedação de portas pela indústria automotiva.

O chassi básico que forma o corpo do artefato é uma placa de nylon com as medidas de 650 mm x 70 mm x 12 mm. Foram realizados entalhes de 40 mm X 3 mm da borda direita em direção ao centro, perpendiculares ao comprimento, a cada 55 mm a partir do início da placa. Estes dez entalhes foram feitos para que réguas de alumínio com 200 mm de comprimento pudessem ser encaixadas no espaço e deslocadas perpendicularmente. Na hora de utilizar a "espinha de peixe" é interessante que as réguas tenham certa resistência ao se movimentar para que não mudem seu posicionamento ao serem retiradas da água para a leitura e registro das distâncias de deslocamento de cada régua em relação ao chassi principal.

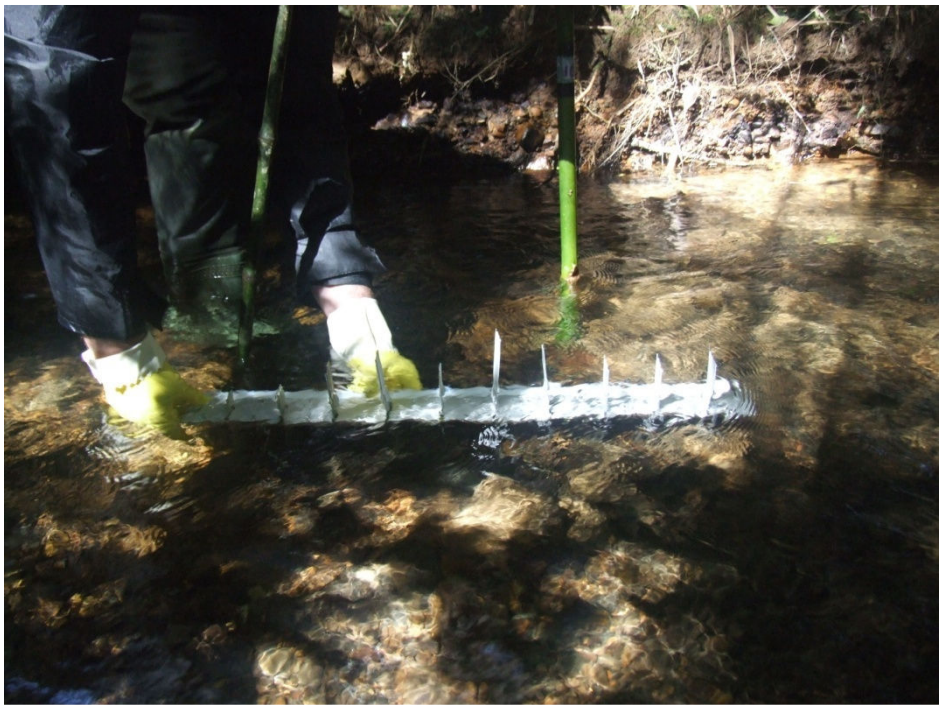


Figura 1 - Fotografia demonstrando o uso da régua de irregularidade.

Para evitar a movimentação das réguas ao acaso, uma fita de borracha de 650 mm x 50 mm x 3 mm foi fixada sobre os entalhes. Em seguida fixamos um placa de alumínio de 650 mm x 60 mm x 1mm, entalhada conforme o chassi principal de nylon, sobre a fita de borracha. A placa de alumínio foi dobrada nos seus 5 mm finais da parte

direita formando uma aba que se ajustou ao término da placa de nylon. Esta aba serve para a fixação de uma haste de metal de 650 mm x 3 mm que impede que as réguas se desloquem pela abertura do entalhe. Para a fixação das camadas (nylon, borracha e alumínio) foram utilizados arrebites de alumínio de 2 mm de diâmetro em 22 furos que perpassavam as três camadas.

Após a fixação das camadas, fizemos cortes na borracha que ficou exposta para abrigar as réguas, sempre no sentido do entalhe e sem que a borda da borracha fosse cortada. O último passo para a montagem do artefato é inserir as réguas de alumínio com graduação milimétrica.

Referência Bibliográfica

Brooks AJ, Haeusler T, Reinfelds I, Williams S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* 50 331-344. DOI:10.1111/j.1365-2427.2004.01322.x

Apêndice 3 - Calculando a dimensão Fractal do Microhabitat (D)

Para calcular a variável a dimensão fractal do microhabitat, primeiramente consideramos os tipos de composição de substrato (*TCS*) (descritos na seção 2.2) como referência, então em um aquário em formato de cubo, com 10cm de lado "recriamos" os *TCS*. Isto foi possível porque o substrato coletado foi preservado e mantido para que realizássemos esta análise. Para cada *TCS*, selecionamos os tipos de substrato (e.g. areia, cascalho fino, folhiço) que o compunham e colocamos os elementos dentro do aquário. Em seguida, arranjamos os componentes de modo a simular os substratos naturais aos quais os *TCS* fazem referência. Com o diorama montado, utilizamos uma câmera fotográfica para registrar o perfil do substrato, que pode ser observado pela lateral do aquário. A imagem obtida representa um corte do microhabitat amostrado e revela o padrão de complexidade de seu relevo.

Após a fotografar o substrato, o próximo passo foi a edição e análise das imagens. Com um software de edição de imagens, é necessário apagar a parte da imagem que representa a água, deixando esta região branca, e manter apenas os elementos do substrato. Em seguida esta porção da imagem que foi mantida foi pintada de preto. Por fim, uma padronização do relevo deve ser realizada. Um corte horizontal na altura da porção mais profunda do relevo deve ser realizado, e a porção que fica abaixo deve ser descartada. O último passo da padronização é deixar todas as

imagens que serão analisadas do mesmo tamanho. Para isso, o complemento das imagens deve ser feito na parte superior que é branca.

A análise das imagens é realizada no software Fractalize (versão 2.0.0), que considera o perímetro demarcado pela interface das porções branca e preta da imagem para calcular a dimensão fractal da geometria.

Para cada um dos *TCS*, o processo descrito até então foi realizado cinco vezes, resultando em imagens, e, consequentemente, valores distintos da dimensão fractal. O valor atribuído para a dimensão fractal de cada *TCS* foi a média dos valores das cinco réplicas. Para o cálculo das variáveis hidráulicas, o valor de *D* utilizado para cada amostra foi o valor do *TCS* ao qual o microhabitat foi classificado.

Figura 1 - Imagens ilustrando o processo de preparação das imagens de um das réplicas para o TCS "cascalho fino + folhiço".