

# O Papel dos Fatores Ambientais e Espaciais Sobre a Fauna de Ephemeroptera (Insecta) em Riachos de Mata Atlântica

Lucas de Souza Machado Costa<sup>1</sup>, Ciro César Zanini Branco<sup>2</sup> & Pitágoras da Conceição Bispo<sup>2</sup>✉

1. Universidade de São Paulo/Laboratório de Biologia Aquática, Universidade Estadual Paulista, e-mail: [lucasesmcosta@gmail.com](mailto:lucasesmcosta@gmail.com). 2. Laboratório de Biologia Aquática, Universidade Estadual Paulista, e-mail: [czbranco@assis.unesp.br](mailto:czbranco@assis.unesp.br), e-mail: [pcbispo@gmail.com](mailto:pcbispo@gmail.com) (Autor para correspondência✉).

*EntomoBrasilis* 7 (2): 86-92 (2014)

**Resumo.** Ephemeroptera de 23 riachos foram amostrados a fim de avaliar a influência dos fatores ambientais e espaciais sobre a fauna. Uma regressão parcial para abundância e riqueza e uma Análise de Redundância parcial para composição foram usadas com o objetivo de particionar os efeitos específicos do ambiente e do espaço. As variáveis espaciais foram obtidas usando o método PCNM considerando as distâncias através da matriz terrestre e ao longo do ambiente lótico. Considerando respectivamente as distâncias terrestres e aquáticas, o ambiente explicou 11,4% e uma porção não significativa da abundância, o ambiente indissociável do espaço explicou 20,8% e 31,7% e o espaço 27,5% e 31,7%. A riqueza, independentemente do tipo de matriz de distância utilizada, não foi explicada por nenhum dos componentes. Por outro lado, os fatores ambientais explicaram 19,5% e 12,6% da composição baseada na abundância, e 17,1% e 11,6% baseada em dados de incidência, considerando respectivamente as distâncias terrestres e aquáticas, em ambos os casos o espaço não foi significativo. Nossos resultados sugerem que para Ephemeroptera: 1) o tamanho do riacho pode ser um bom preditor da abundância total, mas não da riqueza; 2) a fauna se enquadra no modelo de metacomunidade *Species Sorting* e a dispersão é suficiente para manutenção da possibilidade dos táxons chegarem aos diferentes riachos, nos quais o estabelecimento é determinado pela combinação de fatores locais.

**Palavras-chave:** Composição; Diversidade; Metacomunidades; Teoria Neutra; Teoria de nichos.

## The Role of Environmental and Spatial Factors on the Fauna of Ephemeroptera (Insecta) in Atlantic Forest Streams

**Abstract.** Ephemeroptera of 23 streams were sampled in order to evaluate the influence of environmental and spatial factors on the fauna. A multiple partial regression to abundance and richness and a partial Redundancy Analyses to composition were used with the aim to partition the specific effects of the environment and space. The spatial variables were obtained using the PCNM method considering both, the distance through the overland matrix and along the lotic environment. Considering respectively overland and aquatic distances, the environment explained 11.4% and a not significant portion of abundance, the environment undistinguishable from space explained 20.8% and 31.7% and the space 27.5% and 31.7%. The richness, independent of type of distance matrix used, were not explained by any of the components. On the other hand, the environmental factors explained 19.5% and 12.6% of composition based on abundance, and 17.1% and 11.6% based on incidence, considering respectively overland and aquatic distances, in both cases the space did not significant. Our results suggest that to Ephemeroptera: 1) the size of stream can be a good predictor of total abundance, but it not true for richness; 2) the fauna fits the Species Sorting metacommunity model and the dispersion is sufficient to maintain the possibility of taxa arrive at different streams, in which the establishment it is determined by combination of local factors.

**Keywords:** Composition; Diversity; Metacommunities; Neutral theory; Niche theory.

O papel dos fatores ambientais sobre a biota tem sido um dos temas mais estudados em ecologia. Estes estudos, em sua maioria, são baseados na premissa que a disponibilidade de nicho determina a diversidade e a composição de uma comunidade. Esta visão corresponde à teoria de nicho (HUTCHINSON 1957), a qual foi construída ao longo do século XX e se tornou uma das teorias mais influentes em ecologia de comunidades (CASE & GILPIN 1974; CASE 1981; TOKESHI 1990). Sob esta perspectiva, a estruturação das comunidades seria explicada principalmente pela forma como as espécies com diferentes necessidades de recursos e requisitos ambientais particionam os nichos existentes. Neste cenário, algumas predições sobre a riqueza e a composição podem ser feitas, entre as quais: 1) que a riqueza aumenta em locais com maior heterogeneidade ambiental e de recursos e; 2) que a composição das espécies de uma comunidade é determinada pela combinação local de fatores ambientais e de recursos.

Apesar da força da teoria de nicho, na última década a teoria

neutra proposta por HUBBELL (2001) trouxe um novo debate sobre os mecanismos subjacentes a estruturação das comunidades. Segundo esta teoria, espécies troficamente similares possuem equivalência funcional e aproximadamente as mesmas taxas per capita para atributos demográficos (nascimento, morte, dispersão e especiação) (HUBBELL 2005). A dispersão tem um papel fundamental na teoria neutra, uma vez que a coexistência de espécies é explicada pela imigração. Para a teoria neutra, a riqueza e a composição de uma comunidade são reflexos da influência de fatores estocásticos em conjunto com a limitação da dispersão (HUBBELL 2001, 2005). Apesar da simplicidade da teoria, a combinação entre estocasticidade demográfica e migração pode gerar comunidades teóricas com diferentes características, as quais se ajustam muito bem aos dados empíricos (HAEGEMAN & LOREAU 2011). Considerando esta teoria, podemos prever que

Agência(s) de Financiamento: CAPES, CNPq (307577/2011-2) e (477349/2007-2 e 562203/2010-9), FAPESP (04/09711-8, 09/53233-7 e 12/21196-8)

a riqueza e a composição de uma comunidade são resultantes da dispersão a partir de comunidades adjacentes.

Apesar das diferenças entre as duas teorias, nenhuma delas consegue explicar a organização de todas as comunidades de forma isolada. Esta constatação sugere que a estrutura das comunidades reais é o resultado do balanço entre os mecanismos enfatizados pela teoria de nicho e pela teoria neutra (GRAVEL *et al.* 2006; LEIBOLD & McPECK 2006). Neste sentido, a abordagem de metacomunidades tenta utilizar tanto os princípios da teoria de nicho (e.g. combinação local de fatores ambientais ou bióticos) quanto da teoria neutra (e.g. dispersão) para entender os mecanismos relevantes na estruturação de diferentes comunidades. A abordagem de metacomunidades é baseada na ideia que as comunidades não são isoladas na paisagem, pois são conectadas através da dispersão de indivíduos de diferentes espécies. A magnitude do efeito dos fatores ambientais locais e espaciais é dependente da capacidade de dispersão dos táxons. Neste contexto, as espécies com maior capacidade de dispersão devem ser limitadas pela combinação local de fatores ambientais e bióticos, enquanto as espécies com baixa capacidade de dispersão devem ser limitadas pela dificuldade de colonização e de transposição de barreiras na paisagem.

Tradicionalmente, a teoria de metacomunidades tem se desenvolvido em torno de quatro principais modelos (LEIBOLD *et al.* 2004; GÖTHE *et al.* 2013). O Modelo da Dinâmica de Manchas (PD, *patch-dynamic model*) considera que as manchas de habitat adequadas são idênticas e que podem estar ocupadas ou não. A diversidade de espécies em cada mancha é dependente da dispersão e a dinâmica espacial é determinada principalmente pela extinção e colonização. O Modelo Neutro (NM, *Neutral Model*) considera as manchas idênticas e as espécies similares no que se refere a capacidade competitiva e de dispersão. A composição local é determinada pelos movimentos aleatórios, os quais alteram as frequências relativas das espécies. O Modelo *Species Sorting* (SS, *Species Sorting Model*) considera que as manchas de habitat são distintas e as espécies ecologicamente diferentes. Este modelo assume que a dispersão é suficiente para que as espécies consigam chegar até as manchas. Portanto, a composição de espécies em cada comunidade é principalmente determinada pela combinação de fatores locais, o que torna este modelo bastante relacionado à teoria de nicho. O Modelo de Efeito de Massa (ME, *Mass Effect*) considera que as manchas de habitat diferem entre si, que as espécies são ecologicamente diferentes e que a dispersão é forte o suficiente para afetar a

composição faunística local. Neste modelo, espécies com baixa capacidade competitiva, podem ser resgatadas da extinção local a partir da imigração de comunidades onde possuem alta capacidade competitiva.

Os insetos aquáticos são bons modelos para testar os pressupostos teóricos das metacomunidades, uma vez que possuem uma grande diversidade e diferentes modos de dispersão. As duas principais vias de dispersão dos insetos aquáticos em riachos são: 1) dispersão ao longo do ambiente lótico (pelas ninfas através do ambiente aquático ou pelos adultos alados ao longo das margens); 2) através da matriz terrestre (pelos adultos alados). Por isso, nós consideramos estas duas vias de dispersão na representação do espaço. Entre os insetos aquáticos, Ephemeroptera é uma pequena ordem que atinge sua maior diversidade em riachos. Os estudos sobre Ephemeroptera têm focado no papel da combinação de fatores ambientais locais e têm demonstrado que tanto os fatores físicos (e.g. tamanho do ambiente lótico, tipo e integridade do habitat, tipo de substrato, entre outros), quanto os químicos (e.g. pH, entre outros) afetam esta fauna (PETERSEN & VAN ECKHAUTE 1992; ZAMORA-MUÑOZ *et al.* 1993; GOULARD & CALLISTO 2005; BISPO *et al.* 2006). Por outro lado, o papel do espaço sobre a estruturação da fauna de Ephemeroptera têm sido negligenciado na maior parte dos estudos, como exceção ver SHIMANO *et al.* (2013).

No presente trabalho investigamos a contribuição dos fatores ambientais locais e do espaço sobre diferentes atributos (abundância, riqueza e composição) de assembleias de Ephemeroptera em riachos de montanha. Como os fatores ambientais locais normalmente possuem um forte efeito sobre estes insetos (HEINO & MYKRÄ 2008), hipotetizamos que estes devem contribuir mais fortemente para explicar a abundância total, riqueza e composição de Ephemeroptera do que os fatores espaciais.

## MATERIAIS E MÉTODOS

**Área de estudo.** Este estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, o qual protege a biodiversidade de uma cadeia montanhosa que segue ao longo do litoral do Estado de São Paulo, formando um corredor florestal que conecta os remanescentes de Mata Atlântica desde o sul do estado do Rio de Janeiro até o Paraná. As coletas foram realizadas em riachos dentro dos núcleos Santa Virgínia (23°21'57"S; 45°14'08"W) e Cunha (23°14'09"S; 45°01'17"W) e em suas adjacências (Figura 1). Os núcleos pertencem ao Parque Estadual da Serra do Mar

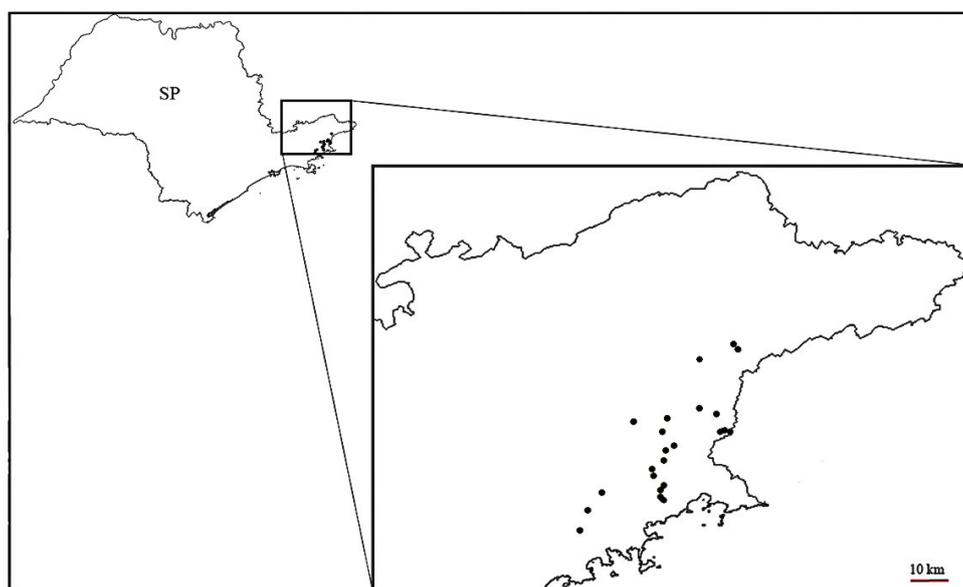


Figura 1. Localização dos riachos amostrados nos núcleos Santa Virgínia (PESM), Cunha (PESM) e adjacências. A - região amostrada no estado de São Paulo; B - localização dos riachos amostrados (as linhas mais grossas representam riachos apresentados em C; linhas mais finas representam os afluentes existentes a montante dos locais amostrados); C - representação de toda a bacia; • pontos amostrados.

e estão situados nos municípios de São Luís do Paraitinga e Cunha. A região abriga riachos com alta declividade e que geralmente possuem fundo rochoso. O clima apresenta umidade relativa do ar extremamente elevada e as chuvas são constantes (aproximadamente 1300 mm anuais). Como acontece ao longo de todo o domínio da Mata Atlântica, há predomínio de florestas.

**Coletas e identificação.** Foram realizadas coletas no final da estação seca (outubro de 2006 e de 2007) em substrato rochoso, totalizando 23 riachos amostrados. Em cada ponto de coleta, um trecho de aproximadamente 50 metros foi percorrido e unidades amostrais associadas a 25 pedras (aproximadamente 20 cm de maior diâmetro) foram coletadas com auxílio de um puçá com malha de 0,250 mm (MELO & FROELICH 2001). As amostras coletadas foram fixadas e conservadas em álcool 80%. No laboratório, o material foi triado e os imaturos de Ephemeroptera foram identificados até o nível de gênero com auxílio de estereomicroscópio Leica, modelo MZ 125. Para a identificação foram utilizados os trabalhos taxonômicos de DOMÍNGUEZ *et al.* (2001), DA-SILVA (2002), SALLES *et al.* (2004) e DOMÍNGUEZ *et al.* (2006).

**Fatores Ambientais.** Em cada ponto amostrado foram registrados o potencial hidrogeniônico (pH), a condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) e o oxigênio dissolvido (mg/l) utilizando o Analisador Multiparâmetros Horiba modelo U-10; a velocidade da água (m/s) utilizando um fluxômetro digital Swoffer modelo 3000; a profundidade (m), a largura (m) e a altitude (m). A vazão ( $\text{m}^3/\text{s}$ ) foi calculada através do produto da velocidade média da água por uma área de secção feita no riacho (LIND 1979). No presente trabalho, utilizamos a vazão como expressão do tamanho tridimensional do riacho, uma vez que esta variável é resultante do produto da largura, profundidade e velocidade. Os riachos foram submetidos a um protocolo de avaliação de integridade ambiental de forma que os pontos de coleta receberam escores relativos ao uso da terra, estado da vegetação ripária e morfologia do canal. O protocolo de avaliação foi adaptado do inventário RCE (*Riparian, Channel and Environmental Inventory*) (PETERSEN 1992). Os resultados dos fatores ambientais mensurados são apresentados na Tabela 1.

**Análise dos dados.** A matriz de variáveis ambientais foi logaritimizada (exceto o pH). Os dados de abundância total e riqueza de Ephemeroptera foram logaritimizados antes das análises. Como a riqueza normalmente é correlacionada positivamente com a abundância, nós também utilizamos os resíduos da regressão entre estas duas variáveis como medida de riqueza padronizada. Neste caso, os resíduos representam a parte da riqueza que não pode ser explicada pela abundância (JACOBSEN 2005). No caso da composição baseada na abundância, antes das análises fizemos uma transformação de Hellinger (BORCARD *et al.* 2011). As variáveis espaciais foram obtidas utilizando o método PCNM (*Principal Coordinates of Neighbourhood Matrix*) (LEGENDRE & LEGENDRE 1998). Assim, as variáveis espaciais foram extraídas de uma matriz de distância e foram representadas pelos autovetores com autovalores positivos e com autocorrelação espacial segundo o índice de Moran (BORCARD & LEGENDRE 2002). Duas matrizes de distâncias foram construídas, uma considerando a dispersão pelo curso da água (representando tanto a dispersão de imaturos no ambiente aquático, quanto de adultos

que se movimentam ao longo do riacho) e outra considerando a distância euclidiana entre os riachos (representando a dispersão lateral de adultos através da matriz terrestre). Para obtenção das distâncias através do curso da água, utilizamos mapas do IBGE (escala 1: 50.000).

Os efeitos dos fatores ambientais e espaciais foram testados separadamente usando regressão múltipla (abundância total e riqueza) e RDA (Análise de Redundância, no caso da composição). Nos casos em que os modelos com todas as variáveis (modelo completo) foram significativos (testado através de 1000 permutações de Monte Carlo) (LANDEIRO *et al.* 2012), nós realizamos a seleção de variáveis através do método *forward selection* a fim de avaliar somente as variáveis ambientais e espaciais mais relacionadas à comunidade de Ephemeroptera. Nós utilizamos uma regressão parcial múltipla com o objetivo de particionar os efeitos específicos do ambiente e do espaço sobre a abundância e a riqueza (absoluta e padronizada) e a RDA parcial para particionar estes efeitos sobre a composição, tanto baseada em dados de abundância quanto de incidência (presença-ausência) (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]. A importância de cada fração foi obtida considerando o  $R^2$  ajustado (LEGENDRE & LEGENDRE 1998; BEISNER *et al.* 2006; PERES-NETO *et al.* 2006).

As análises foram realizadas no ambiente computacional R versão 2.13 (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM 2011), 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 e RDA.

## RESULTADOS

### Variabilidade ambiental e da fauna de Ephemeroptera.

Os riachos amostrados apresentaram a seguinte variação ambiental: 1) oxigênio dissolvido (5,82 - 9,83 mg/l), 3) altitude (794 - 1374 m), vazão (0,007 - 2,38  $\text{m}^3/\text{s}$ ) e escores ambientais (134 - 265) (Tabela 1). Esta variação foi acompanhada também pela variação na composição de Ephemeroptera, uma vez que a similaridade entre a fauna dos riachos, considerando o índice de Jaccard, variou de 13% (par de riachos com menor similaridade) até 90% (par de riachos com maior similaridade). A similaridade média foi aproximadamente 64%. Os táxons amostrados e suas abundâncias relativas são apresentados na Tabela 2.

**Abundância total e riqueza.** No presente trabalho, quando o espaço foi representado pela distância entre os riachos através de uma matriz terrestre, 11,4% da abundância total foi explicada pelo componente ambiental, 20,8% pelo componente ambiental indissociável do espaço e 27,5% pelo espaço. Por outro lado, quando o espaço foi representado pela matriz de distância ao longo dos riachos, 31,7% da abundância total foi explicada pelo componente ambiental indissociável do espaço e 31,7% foi explicada pelo espaço; a porção explicada pelo componente ambiental não foi significativa (Tabela 3). Tanto para a riqueza

Tabela 1. Média, Desvio Padrão, Mínimo e Máximo das variáveis locais mensuradas em 23 riachos de Mata Atlântica dos Núcleos Santa Virgínia e Cunha, do Parque Estadual da Serra do Mar e adjacências, Estado de São Paulo. (OD – oxigênio dissolvido; Cond – condutividade).

Variáveis	Média	Desvio padrão	Mínimo	Máximo
pH	6,59	0,279	5,8	7,06
OD (mg/L)	8,74	1,067	5,52	9,83
Cond ( $\mu\text{S}$ )	30,08	25,29	10	90
Altitude (m)	1000,9	162,6	794	1374
Vazão ( $\text{m}^3/\text{s}$ )	0,413	0,677	0,007	2,38
Escore ambiental	204,96	44,92	134	265

Tabela 2. Número de indivíduos e abundância relativa de gêneros de Ephemeroptera coletados em 23 riachos de Mata Atlântica dos Núcleos Santa Virgínia e Cunha, do Parque Estadual da Serra do Mar e adjacências, Estado de São Paulo.

Táxons	Total	%
<b>Baetidae</b>		
<i>Americabaetis</i>	1217	35,48
<i>Apobaetis</i>	4	0,11
<i>Baetodes</i>	176	5,13
<i>Camelobaetidius</i>	101	2,94
<i>Cloodes</i>	189	5,51
<i>Paracloodes</i>	132	3,84
<i>Rivudiva</i>	3	0,08
<i>Tupiara</i>	65	1,89
<i>Zelusia</i>	23	0,67
<b>Leptophlebiidae</b>		
<i>Askola</i>	11	0,32
<i>Farrodes</i>	153	4,46
<i>Hagenulopsis</i>	64	1,86
<i>Hylister</i>	124	3,62
<i>Massartella</i>	5	0,14
<i>Simothraulopsis</i>	1	0,02
<i>Traverella</i>	1	0,02
<i>Thraulodes</i>	280	8,16
<b>Leptohiphidae</b>		
<i>Leptohyphes</i>	20	0,58
<i>Leptohyphodes</i>	1	0,02
<i>Traverhyphes</i>	101	2,94
<i>Tricorythopsis</i>	729	21,25
<b>Euthyplociidae</b>		
<i>Campylocia</i>	30	0,87
<b>Total</b>	<b>3430</b>	<b>100,0</b>

absoluta, quanto para a riqueza padronizada (resíduos da regressão entre abundância e riqueza), independentemente do tipo de representação espacial utilizado, nenhum dos modelos completos foi significativo (Tabela 3).

**Composição.** Ao considerar os dados de composição baseados na abundância, para a distância através da matriz terrestre, somente o ambiente foi significativo, com uma explicabilidade de 19,5%. Por outro lado, para a distância ao longo do ambiente lótico, o ambiente explicou 12,6% e o ambiente indissociável do espaço explicou 6,9% da variabilidade da fauna (Tabela 3). Em ambos os casos, o espaço isoladamente não influenciou significativamente a composição. De forma semelhante, os dados de composição baseados em presença e ausência também não foram afetados significativamente pelo espaço, independentemente da matriz de distância utilizada. Quando considerada a distância pela matriz terrestre, o ambiente explicou 17,1%, já quando utilizada a distância ao longo do ambiente lótico, o ambiente explicou 11,6% e o ambiente indissociável do espaço 5,5% da variação da composição de Ephemeroptera (Tabela 3).

## DISCUSSÃO

**Abundância total e riqueza.** No geral, os fatores ambientais e espaciais considerados explicaram uma grande parte da variabilidade da abundância total (aproximadamente 60%). Nossos dados revelaram também que grande parte da abundância, independente do modelo de conexão espacial utilizado (seguindo o riacho ou através da matriz terrestre) foi explicada pelos processos espaciais. Este resultado sugere que uma parte da variação do número total de indivíduos de Ephemeroptera em cada riacho é resultante da chegada de indivíduos provenientes de

riachos adjacentes. Assim, riachos próximos a locais com grande número de indivíduos tendem a apresentar maior abundância do que aqueles próximos a locais com menor número de indivíduos. Adicionalmente, o componente ambiental foi significativo quando a distância geográfica entre os riachos através da matriz terrestre representou o espaço. Por outro lado, o ambiente deixou de ser significativo quando o espaço foi representado pela distância entre os riachos amostrados ao longo da rede hidrográfica. Isto indica que parte da variação representada por este modelo espacial se sobrepõe à variabilidade ambiental. Como, neste caso, a única variável ambiental selecionada pelo modelo foi a vazão, nós sugerimos que uma parte da variação representada por este modelo espacial é sobreposta à variação longitudinal da vazão, o que foi confirmado pelo teste de Mantel (vazão x distância ao longo do ambiente lótico:  $r = 0,24$ ;  $p = 0,006$  para 5000 permutações).

Os nossos resultados sugerem que o tamanho do riacho (aqui representado pela vazão) pode ser um bom preditor da abundância total de Ephemeroptera. Esta variável em geral é positivamente relacionada com a disponibilidade de detritos orgânicos finos e densidade do perífíton (VANNOTTE *et al.* 1980). Neste sentido, como os efemerópteros são basicamente coletores, catadores e raspadores, o aumento da abundância em riachos maiores pode estar relacionado com o aumento na disponibilidade de alimento, o qual é afetado direta ou indiretamente pela intensidade da cobertura vegetal, balanço entre retenção e carreamento de detritos orgânicos e entrada de luz, fatores que normalmente covariam com o tamanho do ambiente lótico (VANNOTTE *et al.* 1980).

Desde o trabalho de VANNOTTE *et al.* (1980), um grande número de

Tabela 3. Resultados da análise de regressão parcial múltipla (abundância total e riqueza) e Análise de Redundância Parcial (RDAP) (composição) para a fauna de Ephemeroptera coletada em riachos de Mata Atlântica dos Núcleos Santa Virgínia e Cunha, do Parque Estadual da Serra do Mar e adjacências, Estado de São Paulo. Foram consideradas duas matrizes de distância (DMT: através da matriz terrestre; DSAL: seguindo os ambientes lóticos).

	Significância total do modelo		Variáveis selecionadas para a regressão		Frações		
	P amb	P esp	Espacial	Ambiental	[E S]	[E+S]	[S E]
<b>DMT</b>							
Abundância	0,008	0,009	1, 3	Vazão	0,114*	0,208	0,275**
Riqueza	0,211	0,196	-	-	-	-	-
Riqueza <sup>p</sup>	0,774	0,923	-	-	-	-	-
Composição <sup>a</sup>	0,001	0,079	-	Vazão,OD,pH	0,195***	-	-
Composição <sup>i</sup>	0,001	0,157	-	Vazão,pH, Alt	0,171**	-	-
<b>DSAL</b>							
Abundância	0,006	0,001	1	Vazão	0,005	0,317	0,317***
Riqueza	0,207	0,086	-	-	-	-	-
Riqueza <sup>p</sup>	0,787	0,867	-	-	-	-	-
Composição <sup>a</sup>	0,001	0,024	1	Vazão,OD,pH	0,126**	0,069	-0.012
Composição <sup>i</sup>	0,001	0,011	1	Vazão,pH, Alt	0,116**	0,055	0,015

Componentes avaliados pelos modelos: Riqueza (número de táxons); Riqueza<sup>p</sup> (riqueza padronizada, resíduos da regressão entre abundância e riqueza); Composição<sup>a</sup> (composição baseada nos dados de abundância); Composição<sup>i</sup> (composição baseada em incidência, presença-ausência). P amb e P esp, significância do modelo completo para ambiente e espaço, respectivamente. No caso das variáveis espaciais selecionadas pelo método de *forward selection*, quanto menor o número maior a escala espacial representada. OD, oxigênio dissolvido; Alt, altitude. Frações: [E|S] ambiente independente do espaço; [E+S] ambiente indissociável do espaço; [S|E] espaço independente do ambiente. Significância dos modelos\* p<0,05; \*\* p<0,01; \*\*\* p<0,001; - (variáveis não selecionadas ou modelo completo não significativo).

estudos tem buscado entender os fatores locais e/ou regionais que afetam a riqueza em ambientes lóticos (MELO & FROELICH 2001; HEINO *et al.* 2003; HEINO *et al.* 2005). Considerando que a riqueza local poderia ser resultado da combinação de fatores ambientais locais que permitam a coexistência dos táxons e da possibilidade de chegada de táxons a partir de comunidades adjacentes, esperávamos um efeito significativo tanto do ambiente, quanto do espaço. Ao contrário do esperado, nenhum desses fatores explicou a variação de riqueza, tanto absoluta quanto padronizada, nos riachos estudados. Este resultado difere, por exemplo, de alguns trabalhos clássicos, os quais predizem que o número de táxons aumenta com a variação longitudinal do tamanho do ambiente lótico (e.g. ordem) até trechos intermediários (VANNOTE *et al.* 1980). Este padrão tem sido explicado pela maior variabilidade ambiental registrada em trechos com tamanhos intermediários (e.g. variação diária da temperatura e variabilidade hidráulica) (VANNOTE *et al.* 1980; BORCHARDT & STATZNER 1990). Esta tem sido uma das predições mais testadas em ecologia de ambientes lóticos, tendo sido confirmada por alguns trabalhos (MINSHAL *et al.* 1985; BAPTISTA *et al.* 2001; HEINO *et al.* 2005) e negadas por outros (MELO & FROELICH 2001). Aqui, considerando apenas um segmento da fauna (Ephemeroptera), os nossos dados também discordam desta predição.

A biota de riachos de montanha vive em um ambiente altamente dinâmico nos quais as variações imprevisíveis de vazão movem o substrato criando manchas de habitats vazios e ocupados levando a uma constante redistribuição de indivíduos (LAKE 2000). Este fenômeno é especialmente importante para a fauna associada a pedras, uma vez que este tipo de substrato é perturbado frequentemente em riachos de montanha (MELO & FROELICH 2004). Portanto, a riqueza observada em um determinado momento pode resultar da frequência e intensidade de perturbações aleatórias, as quais abrem espaços e permitem a coexistência tanto de espécies com boa capacidade de competição quanto de espécies com melhor capacidade de redistribuição. Assim, a redistribuição local causada por perturbações imprevisíveis do substrato pode introduzir um forte componente estocástico à variação de riqueza, mascarando os efeitos de outros fatores ambientais locais e do espaço sobre esta variável.

**Composição.** A composição da fauna de insetos aquáticos de

riachos tem sido explicada pelo balanço entre fatores ambientais locais e espaciais (SIQUEIRA *et al.* 2012; SHIMANO *et al.* 2013), sendo que os primeiros tem sido considerados os mais importantes (LANDEIRO *et al.* 2012; SHIMANO *et al.* 2013). O predomínio da influência dos fatores ambientais locais sugere que os mecanismos preditos pela teoria de nicho têm um papel mais importante do que aqueles preditos pela teoria neutra para explicar a estruturação de assembleias de insetos aquáticos de riachos. Neste sentido, os nossos resultados mostram que a combinação local de fatores ambientais tem um importante papel na variação da composição de assembleias de Ephemeroptera, uma vez que nos quatro conjuntos de dados criados pela combinação do tipo de matriz (abundância ou incidência) e vias de dispersão (através da matriz terrestre ou pelo riacho), apenas a fração ambiental foi significativa. Estes resultados concordam com aqueles obtidos por HEINO & MYKRÁ (2008), os quais também mostram que a composição de Ephemeroptera é afetada basicamente pelos fatores ambientais locais. Portanto, para Ephemeroptera, aparentemente a dispersão é suficiente para manter a chegada de indivíduos e de táxons nos diferentes riachos e, por isso, a composição local é determinada basicamente pelos filtros ambientais locais.

Estes resultados são ligeiramente diferentes daqueles obtidos por SHIMANO *et al.* (2013) em ambientes lóticos de uma região de Cerrado do Brasil Central, os quais mostraram que apesar da combinação de fatores ambientais explicar maiores porcentagens da variabilidade da composição (abundância) de Ephemeroptera, os fatores espaciais foram significativos. Por outro lado, quando os dados de todos os ambientes lóticos amostrados foram considerados e a composição foi representada por uma matriz de incidência, apenas o ambiente foi significativo (SHIMANO *et al.* 2013). Estes distintos padrões para os dados de composição baseados na abundância e em incidência sugerem que a distância entre os riachos limita a dispersão dos indivíduos, mas não é suficiente para impedir a chegada de táxons nos diferentes riachos (BEISNER *et al.* 2006). É importante salientar que SHIMANO *et al.* (2013) desenvolveram o seu trabalho em uma região com maior extensão geográfica (aproximadamente 400 km de distância entre os dois ambientes lóticos mais distantes), o que de alguma modo pode ter proporcionado uma maior dificuldade na dispersão dos indivíduos do que no nosso estudo no qual a

extensão foi bem menor (aproximadamente 70 km entre os riachos mais distantes). No nosso caso, a distância não cria uma barreira para a dispersão dos indivíduos suficiente para alterar a composição faunística.

A composição da fauna de Ephemeroptera, independente da forma de representação do espaço, se encaixou no modelo SS. Este é o modelo de metacomunidades mais comum e se ajusta aos dados empíricos de diferentes assembleias. Por exemplo, COTTENIE (2005) analisou 158 metacomunidades, das quais 44% se encaixaram em SS. Por outro lado, a metacomunidade de Ephemeroptera estudada por SHIMANO *et al.* (2013) em riachos do Brasil Central se ajustou nos modelos SS ou SS+ME, dependendo do tipo (abundância ou presença e ausência) e da organização dos dados (todos os ambientes lóticos, apenas aqueles com maior integridade ambiental ou aqueles com larguras inferiores a 20 m). De qualquer maneira, para aquelas combinações de dados nas quais as assembleias de Ephemeroptera se encaixaram em SS+ME, o ambiente explicou uma parcela maior da variabilidade do que o espaço (SHIMANO *et al.* 2013). No caso dos nossos resultados, a fauna de Ephemeroptera se encaixa no modelo SS, concordando com os resultados de HEINO & MYKRÁ (2008). Estes resultados evidenciam a importância dos fatores locais na estruturação da composição em metacomunidades de Ephemeroptera em riachos.

Estudos sobre metacomunidades têm mostrado que uma grande porcentagem da variabilidade fica sem explicação (NABOUT *et al.* 2009; SCHULTZ *et al.* 2012; GÖTHE *et al.* 2013). As altas porcentagens de variabilidade não explicadas podem ser atribuídas à escala espacial e temporal do estudo, além da não inclusão no modelo de variáveis ambientais e interações bióticas importantes para a estruturação da metacomunidade (NABOUT *et al.* 2009; SCHULTZ *et al.* 2012). Adicionalmente, no caso de riachos, estes são reconhecidamente ecossistemas dinâmicos, nos quais há uma forte variação estocástica (DEATH & WINTERBOURNE 1995; LAKE 2000; DEATH 2002). Como em riachos, a regra é ter uma grande variação estocástica e como não consideramos as interações bióticas, uma grande porcentagem de variabilidade não explicada já era esperada. No nosso caso, em nenhum dos quatro conjuntos de dados, os fatores considerados explicaram mais que 20% da variabilidade. Estes valores são menores do que os obtidos por SHIMANO *et al.* (2013), os quais variaram entre 27,56% e 45,9%, dependendo do modelo utilizado, por outro lado, são maiores do que aqueles registrados para fitoplâncton (BEISNER *et al.* 2006; NABOUT *et al.* 2009) e fitotelmata (SCHULTZ *et al.* 2012) e similares aqueles de peixes (BEISNER *et al.* 2006). Os valores mais elevados de explicabilidade obtidos por SHIMANO *et al.* (2013) podem estar associados à maior extensão geográfica considerada em relação ao nosso trabalho, a qual pode ter ampliado a variabilidade ambiental entre os ambientes lóticos e aumentado a dificuldade de dispersão para os indivíduos de diferentes táxons, amplificando a importância destes fatores sobre a variação da composição de Ephemeroptera.

Em resumo, o modo e a via de dispersão tem um grande impacto na organização das metacomunidades (LANDEIRO *et al.* 2011). Neste sentido, os insetos aquáticos podem ser modelos bastante interessantes para testar a importância destes fatores, uma vez que uma boa parte dos táxons possuem imaturos que se dispersam pelo meio aquático e adultos alados que se dispersam através da matriz terrestre. No caso de Ephemeroptera, os nossos resultados indicam que a dispersão, tanto através da matriz terrestre quanto ao longo do ambiente lótico parece ser bastante efetiva e é suficiente para manter a possibilidade dos táxons chegarem aos diferentes riachos, nos quais o estabelecimento é determinado pela combinação de fatores locais.

#### AGRADECIMENTOS

LSMC agradece à CAPES pela bolsa de doutorado e PCB agradece ao CNPq (307577/2011-2) pela de bolsa de produtividade em

pesquisa. O Laboratório de Biologia Aquática da UNESP de Assis tem recebido constante apoio da FAPESP (04/09711-8, 09/53233-7 e 12/21196-8) e do CNPq (477349/2007-2 e 562203/2010-9).

#### REFERÊNCIAS

- Baptista, D.F., L.F.M. Dorvillé, D.F. Buss & J.L. Nessimian, 2001. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Brazilian Journal of Biology*, 61: 295-304.
- Beisner, B.E., P.R. Peres-Neto, E.S. Lindstro, A. Barnett & M.L. Longhi, 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87: 2985-2991.
- Bispo, P.C., L.G. Oliveira, L.M. Bini & K.G. Sousa, 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 611-622.
- Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153: 51-68.
- Borcard, D., F. Gillet & P. Legendre, 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York, 302p.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecological Society of America*, 73: 1045-1055.
- Borchardt, D. & B. Stutzner, 1990. Ecological impact of urban stormwater runoff studied in experimental flumes: Population loss by drift availability of refugial space. *Aquatic Science-Research Across Boundaries*, 52: 299-314.
- Case T.J. & M.E., Gilpin, 1974. Interference competition and Niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71: 3073-3077.
- Case T.J., 1981. Niche packing and coevolution in competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78: 5021-5025.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8: 1175-1182.
- Da-Silva, E.R., F.F. Salles & M.S. Baptista, 2002. As brânquias do gênero *Leptophlebiidae* (Insecta: Ephemeroptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro. *Biota Neotropica*, 2: 1-4.
- Death, R.G. & M.J. Winterbourn, 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology*, 76: 1446-1460.
- Death, R.G., 2002. Predicting invertebrate diversity from disturbance regimes in Forest streams. *Oikos*, 97: 18-30.
- Dominguez, E., C. Molineri, M.L. Pescador, M.D. Hubbard & C. Nieto, 2006. Ephemeroptera of South America. *Series Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA)*. Sofia-Moscow, Pensoft, 646 p.
- Dominguez, E., M.D. Hubbard, M.L. Pescador & C. Molineri, 2001. Ephemeroptera, p. 17-53. *In*: Fernandez, H. R. & E. Dominguez (Eds.). *Guia para la determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos*. Série, *Investigaciones de la UNT, Ciencias Exatas y Naturales*. Tucumán, Argentina, Editorial Universitaria de Tucumán, 282p.
- Dray, S., P. Legendre & G. Blanchet, 2009. Packfor: forward selection with permutation. R package version 0.0-7/r58. Disponível em: <<http://r-forge.r-project.org/projects/sedar>>.
- Göthe, E., D.G. Angeler & L. Sandin, 2013. Metacommunity structure in a small boreal stream network. *Journal of Animal Ecology*, 82: 449-458.
- Goulart, M. & M. Callisto, 2005. Mayfly diversity in the Brazilian tropical headwaters of Serra do Cipó. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48: 983-996.
- Gravel, D., C.D. Canham, M. Beaudet & C. Messier, 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis.

- Ecology Letters, 9: 399–409.
- Haegeman, B. & M. Loreau, 2011. A mathematical synthesis of niche and neutral theories in community ecology. *Journal of Theoretical Biology*, 269: 150–165.
- Heino, J. & H. Mykrä, 2008. Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology* 33: 614–622.
- Heino, J., J. Parviainen, R. Paavola, M. Jehle, P. Louhi & T. Muotka, 2005. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia* 539: 121–130.
- Heino, J., T. Muotka, & R. Paavola, 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology*, 72: 425–434.
- Hubbell S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography, Princeton, Princeton University Press 448 p.
- Hubbell S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19: 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*, 544:201–214.
- Lake, P.S., 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19: 573–592.
- Landeiro, V.L., W.E. Magnusson, A.S. Melo, H.M.V. Espírito-Santo & L.M. Bini, 2011. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology*, 56: 1184–1192.
- Landeiro, V.L., L.M. Bini, A.S. Melo, A.M.O. Pes & W.E. Magnusson, 2012. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology*, 57: 1554–1564.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Developments in Environmental Modelling 20. Amsterdam, Elsevier Science 868p.
- Legendre, P., M. De Cáceres & D. Borcard, 2010. Community surveys through space and time: testing the space–time interaction in the absence of replication. *Ecology*, 91: 262–272.
- Leibold, M.A. & M.A. McPeck, 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87: 1399–1410.
- Leibold, M.A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J.M. Chase, M.F. Hoopes, R.D. Holt, J.B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601–613.
- Lind, O.T., 1979. *Handbook of common methods in limnology*. London, Cambridge The C. V. Mosby Company. 199p.
- Melo, A.S. & C.G. Froehlich, 2004. Substrate stability in streams: effects of stream size, particle size, and rainfall on frequency of movement and burial of particles. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 16: 381–390.
- Melo, A.S. & C.G. Froehlich, 2001. Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, 20: 1–16.
- Minshall, G.W., R.C. Peterson & C.F. Nimz, 1985. Species richness in streams of different size from the same drainage basin. *The American Naturalist*, 125: 16–38.
- Nabou, J.C., T. Siqueira, L.M. Bini, I.S. Nogueira, 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* 35: 720–726.
- 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>>.
- Peres-Neto, P.R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard, 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87: 2614–2625.
- Petersen, R.C., 1992. The RCE: a riparian, channel, and environmental inventory for small streams in the agricultural landscape. *Freshwater Biology*, 27: 295–306.
- Petersen, R.H. & L. Van Eeckhaute, 1992. Distributions of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera of three maritime catchments differing in pH. *Freshwater Biology*, 27: 65–78.
- 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>>.
- Salles, F.F., E.R. Da-Silva, J.E. Serrão & C.N. Francischetti, 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na região sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. *Neotropical Entomology*, 33: 725–735.
- Schulz, G., T. Siqueira, G. Stefan & F.O. Roque, 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*, 181: 315–326.
- Shimano, Y., L. Juen, F.F. Salles, D.S. Nogueira & H.S.R. Cabette, 2013. Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 49: 31–41.
- Siqueira, T., L.M. Bini, F.O. Roque, S.R.M. Couceiro, S. Trivino-Strixino & K. Cottenie, 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35: 183–192.
- Tokeshi, M., 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *Journal of Animal Ecology* 59: 1129–1146.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W.L. Cummins, J.R. Sedell & C.E. Cushing, 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130–137.
- Zamora-Muñoz, C., A. Sanchez-Ortega & J. Albatercedor, 1993. Physico-chemical factors that determine the distribution of mayflies and stoneflies in a high-mountain stream in southern Europe (Sierra Nevada, Southern Spain). *Aquatic Insects*, 15: 11–20.

**Recebido em: 28/06/2013**

**Aceito em: 21/01/2014**

\*\*\*\*\*

#### Como citar este artigo:

Costa, L.S.M., C.C. Zanini Branco & P.C. Bispo, 2014. O Papel dos Fatores Ambientais e Espaciais Sobre a Fauna de Ephemeroptera (Insecta) em Riachos de Mata Atlântica. *EntomoBrasilis*, 7 (2): 86–92. **Acessível em:** [doi:10.12741/ebrasilis.v7i2.368](https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v7i2.368)

