

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

GISELE DAIANE PINHA

Distribuição aninhada das comunidades em lagoas de inundação: relações
entre a composição de Chironomidae (Diptera) e as características ambientais

Maringá
2012

GISELE DAIANE PINHA

Distribuição aninhada das comunidades em lagoas de inundação: relações entre a composição de Chironomidae (Diptera) e as características ambientais

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^aDr.^a Alice Michiyo Takeda

Maringá
2012

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

P654d

Pinha, Gisele Daiane, 1987-

Distribuição aninhada das comunidades em lagoas de inundação: relações entre a composição de Chironomidae (Diptera) e as características ambientais / Gisele Daiane Pinha. -- Maringá, 2012.

33 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Alice Michiyo Takeda.

1. Chironomidae (Diptera) – Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Aninhamento das espécies (Modelo de distribuição). I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -595.772178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

GISELE DAIANE PINHA

Distribuição aninhada das comunidades em lagoas de inundação: relações
entre a composição de Chironomidae (Diptera) e as características ambientais

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Alice Michiyo Takeda
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque
Universidade Federal da Grande Dourados

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 24 de agosto de 2012.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedicatória

Aos meus pais, que me apoiaram de todas as formas que se pode apoiar alguém, e quiseram e acreditaram nesse dia muito mais que eu.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, aos meus pais, Leonor e Custódio Pinha, que sempre estiveram por perto, me dando apoio, perguntando como estavam meus trabalhos, às vezes até demais. Indo e vindo comigo, em qualquer ocasião que eu precisasse;

À minha orientadora Dra Alice Michiyo Takeda, presente não somente na orientação deste trabalho, mas também no dia-a-dia, apoiando-me em todos os momentos;

Aos meus amigos de laboratório, Camis, Carol, Dani, Gi Rosin, Jéssica, Rafa, Ragonha Porps, Re, Rominho, Sayuri, Sue, que jamais poderia chamar de colegas de trabalho, porque somos ou fomos praticamente uma família e que sem as bobagens ditas, fofocas, doces, pães de queijo, idas e vindas ao centro, brigas, faxinas, coletas, ideias compartilhadas... jamais teria conseguido chegar aqui;

Às minhas amigas-irmãs Josi e Mari que sempre estiveram ao meu lado, nos momentos bons e ruins, dando força e apoio para continuar;

Um agradecimento especial à Danielle Katharine Petsch, por ter contribuído com meu trabalho desde o início, nem que fosse só pra dar opinião nas figuras, mas que agora no final, compartilhou suas experiências, leu e deu suas sugestões para tentar melhorá-lo o quanto podíamos;

A todos os Professores, Colaboradores, Técnicos, Biólogos, Barqueiros, Cozinheiras, Motoristas, Secretários do PEA/NUPELIA, a Salete, bibliotecária que deram apoio intelectual/logístico/alimentício ou simplesmente amigo para a realização da minha pesquisa;

Além dos já citados, agradeço a todos os amigos, que estiveram comigo desde o início da minha caminhada, ou que só surgiram depois, àqueles que entraram e saíram dela... Saibam que jamais serão esquecidos: Elton, Nati Santana, Edu, Marcinho, Helo, Natália Lacerda, Lívia Tonella, Rachel Calil, Letícia Cassiano, Guilherme Landgraf, Sayuri Magalhães, Nauana, Mandrake, Ivan, entre tantos outros;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambiente Aquáticos Continentais (PEA);

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/PELD) e Projeto CNPq/PELD/Site-6/Proc.4280/2010 Nupélia/UEM pelo apoio financeiro.

*“Seria mais fácil fazer como todo mundo faz [...]
Mas nós vibramos em outra frequência,
Sabemos que não é bem assim.
Se fosse fácil achar o caminho das pedras,
Tantas pedras no caminho não seria ruim [...]”*

(Engenheiros do Hawaii – Outras frequências)

Distribuição aninhada das comunidades em lagoas de inundação: relações entre a composição de Chironomidae (Diptera) e as características ambientais

RESUMO

O modelo de distribuição das espécies conhecido como aninhamento tem sido utilizado como uma importante ferramenta tanto para explorar padrões de distribuição, quanto do ponto de vista da conservação e manejo do ambiente, pois se a comunidade de organismos de determinada área exibe o padrão aninhado, os locais com alta riqueza comportarão a maior parte da diversidade regional. Foi analisada a ocorrência de Chironomidae de 29 lagoas de inundação, ao longo de um ano de coleta, e tomados como pressupostos que as diferenças nos requerimentos ambientais dos táxons promovam padrões de distribuição distintos, resultando em um aninhamento da comunidade. Dessa forma, espera-se que quanto maior a similaridade ambiental entre dois ambientes, maior será o número de espécies compartilhadas entre eles. A partir da ordenação da matriz de incidência, de acordo com a riqueza decrescente de táxons, foi registrado um forte aninhamento da comunidade de Chironomidae. A partir do teste de Mantel conclui-se que as variáveis ambientais foram importantes para determinar a composição de táxons entre as lagoas. Tal padrão foi reforçado pela análise de Correspondência Canônica, que separou as lagoas amostradas do rio Paraná das demais. Assim, através da análise das características ambientais, foi possível prever a riqueza de táxons de Chironomidae de determinado local. Dessa forma, resumando os resultados observados, foi construído um modelo conceitual sobre o padrão de distribuição da comunidade de Chironomidae em lagoas de inundação, aonde um aninhamento irá se desenvolver, se existir uma relação hierárquica entre (1) as espécies – na sua sensibilidade aos fatores limitantes e (2) localidades – se são capazes ou não de suportar a espécie.

Palavras-chave: Biodiversidade. Modelos de Distribuição. Planície de Inundação. Riqueza de Táxons.

Nested Distribution of communities in floodplain lakes: relationships between Chironomidae (Diptera) composition and environmental characteristics

ABSTRACT

The species distribution model called nestedness has been used both as an important tool for exploring patterns of distribution, as from the standpoint of environmental conservation and management practices, because if the species community in a given area displays the nested pattern, the sites with high richness will behave most of the region diversity. We analyze the Chironomidae occurrence of 29 floodplain lakes, over a year of collecting, taking for assumptions that differences in environmental requirements of taxa promote distinct patterns of distribution, resulting in a nestedness of the community where it is expected that the higher the environmental similarity between two lakes, the greater the number of species shared between them. Based on the ordering of the incidence matrix, according to decreasing species richness of taxa, we recorded a strong nestedness of the Chironomidae community. From the Mantel test we can conclude that environmental variables were important in determining the composition of taxa between the ponds. This pattern was reinforced by Canonical Correspondence Analysis, which separated the lakes sampled of Paraná River to the other. Through the analysis of environmental characteristics, it was possible to predict the taxa of Chironomidae from a particular place. From these results, we outline a conceptual model of the distribution pattern of the Chironomidae community in floodplain lakes, where a nesting will develop if there is a hierarchical relationship between (1) species - in their sensitivity to limiting factors, and (2) locations - whether or not they are able to support a particular species.

Keywords: Biodiversity. Distribution Models. Floodplain. Taxa Richness.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecography – pattern and diversity in Ecology*. Disponível em
<<http://www.blackwellpublishing.com/journal.asp?ref=0906-7590>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	MATERIAL E MÉTODOS	12
2.1	PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ	12
2.2	OBTENÇÃO DOS DADOS BIOLÓGICOS E ABIÓTICOS	14
2.3	ANÁLISE DESCRITIVAS	15
2.4	ANÁLISE DE ANINHAMENTO	16
2.5	CORRELAÇÕES E ORDENAÇÃO ENTRE OS DADOS	17
3	RESULTADOS	18
3.1	DESCRITORES AMBIENTAIS	18
3.2	DESCRITORES BIOLÓGICOS	19
3.3	ANÁLISE DE ANINHAMENTO	20
3.4	CORRELAÇÕES ENTRE OS DADOS BIOLÓGICOS E O ESCORE AMBIENTAL	21
4	DISCUSSÃO	23
4.1	ANINHAMENTO DA COMUNIDADE E SUAS CORRELAÇÕES COM AS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS	23
4.2	MODELO CONCEITUAL SOBRE O PADRÃO ANINHADO DA COMUNIDADE DE CHIRONOMIDAE	25
	REFERÊNCIAS	27

1 INTRODUÇÃO

A busca, tanto por padrões de distribuição das comunidades biológicas, quanto pelos mecanismos que promovem as mudanças na composição e riqueza de espécies de uma determinada área têm sido alguns dos objetivos dos estudos de comunidades (Leibold et al. 2004, Velho et al. 2004, Cadotte et al. 2006, Moore e Swihart 2007). Neste contexto, surge uma nova abordagem, que considera um conjunto de comunidades locais, ligadas através da dispersão de várias espécies (Gilpin & Hanski 1991; Wilson 1992). Tal conceito é conhecido como metacomunidade e descreve os processos que ocorrem em uma escala espacial mais ampla, sugerindo novos caminhos para pensar sobre a interação das espécies (Leibold et al. 2004).

Segundo revisão realizada por Leibold e Mikkelsen (2002) existem pelo menos seis abordagens ecológicas, dentro da teoria de metacomunidades, que tentam esclarecer os padrões de distribuição de espécies entre locais, que incluem: distribuição aleatória, co-ocorrência de espécies, modelos clementisianos e gleasonianos, gradientes uniformemente espaçados e a distribuição de subconjuntos aninhados.

Esse último modelo de distribuição, conhecido como aninhamento das espécies, surgiu dos estudos zoológicos de Darlington (1957) e Willis (1979), mas só foi reconhecido a partir do trabalho de Paterson e Atmar (1986) sobre exclusão seletiva em ilhas, e a partir daí, tem sido registrado para diferentes sistemas e comunidades ecológicas (Rashleigh 2008), sendo considerada uma importante ferramenta para os planos de conservação e manejo de ambientes (Baber et al. 2004).

O conceito, baseado na distribuição não randômica dos indivíduos (Worthen 1996), assume que uma assembleia biológica relativamente pobre é composta por subgrupos de espécies que ocorrem em ambientes mais ricos (Paterson e Atmar 1986). Em um sistema perfeitamente aninhado, qualquer espécie presente em um local será encontrada em todos os locais com igual ou maior riqueza e qualquer espécie ausente em uma área particular estará ausente em todos os locais de menor riqueza (Moore e Swihart 2007), ou seja, a diferença da riqueza das espécies entre locais tem um papel fundamental, determinando o padrão de distribuição do grupo em estudo.

A distribuição aninhada dos organismos pode ser resultado de diferenças nos atributos das espécies (Kodric-Brown e Brown 1993), tais como: área requerida, abundância e tolerância às variáveis abióticas (Cook e Quinn 1998, Almeida-Neto et al. 2008) que resultam

em extinção (Paterson e Atmar 1986) ou colonização seletiva (Cook e Quinn 1995) ou ainda, por diferenças nas variáveis ambientais como: isolamento, tamanho, qualidade e aninhamento de habitat (Almeida-Neto et al. 2008).

Nesse caso, tanto a heterogeneidade ambiental (Worthen 1996) quanto a estrutura do habitat (Tolonen et al. 2001, Downes et al. 2000) têm forte influência sobre a distribuição dos organismos e determinam diferenças em sua composição, onde habitats fisicamente mais complexos contêm maior riqueza de espécies que aqueles mais simples (Bell et al. 1991, Downes et al. 2000, Shostell e Williams 2007).

Embora diferenças na composição de espécies entre os ambientes sejam previsíveis, e vários métodos tenham sido propostos para avaliar o modelo de distribuição de um grupo, entre eles, o aninhamento das comunidades (Cook e Quinn 1995, Wright et al. 1998, Almeida-Neto et al. 2008, Ulrich et al. 2009), os estudos que correlacionaram este padrão de distribuição a algum fator ambiental, têm recebido diversas críticas em função da tendenciosidade causada pelos resultados da análise de aninhamento realizada (Fernández et al. 2009).

Tomando como pressupostos que diferenças nos requerimentos ambientais dos táxons promovam padrões de distribuição distintos que podem gerar um aninhamento da comunidade, analisamos as relações entre padrão de distribuição e características ambientais, comparamos a ocorrência dos morfotipos de Chironomidae em 29 lagoas de inundação. Assim, esperamos que quanto maior a similaridade ambiental entre dois ambientes, maior será o número de espécies compartilhadas entre eles.

A variabilidade tanto no número de espécies, quanto nos requerimentos ambientais de cada uma (Rosin et al 2009, 2010), faz com que Chironomidae seja um grupo útil para explorar padrões de distribuição, importantes do ponto de vista da conservação e manejo do ambiente, pois se existe um aninhamento das espécies em uma região, os locais com alta riqueza de táxons comportarão a maior parte da diversidade, englobando tanto táxons mais generalistas, quanto àqueles mais raros, ou seja, mais especialistas em certo recurso.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ

A área de estudo compreende a região do alto rio Paraná, caracterizada pela presença de uma extensa planície de inundação com cerca de 230 km, localizada a 18 km à jusante da

barragem de Engenheiro Sergio Motta (Porto Primavera) e aproximadamente a 200 km do reservatório de Itaipu (Orfeo e Stevaux 2002). O clima da região, de acordo com o sistema de Köppen, é classificado como Cfa (clima tropical-subtropical), com temperatura média anual de 22°C e precipitação média anual de 1500 mm (Eletrosul 1986).

Planícies de inundação, como a do alto rio Parará, são consideradas como detentoras de elevada heterogeneidade ambiental (Thomaz et al. 2007, Lansac-Tôha et al. 2009), formada por um mosaico de habitats aquáticos, terrestres e de transição (Thomaz et al. 2007) onde são encontradas diversas lagoas de inundação (Souza Filho e Stevaux, 2004) que são temporariamente isoladas ou não do canal principal. Segundo Worthen et al. (1998), Fernández-Juricic (2002) e Bloch et al. (2007) em locais como estes, as diferentes arquiteturas ambientais podem ser determinantes para o sucesso ou não do estabelecimento de uma espécie, de acordo com os requerimentos ambientais desta.

Realizamos coletas em 29 lagoas de inundação de três diferentes sistemas da planície aluvial do alto rio Paraná, nomeados de acordo com o canal a que cada lagoa está relacionada: 1) lagoas amostradas do sistema rio Baía; 2) lagoas amostradas do sistema rio Ivinhema; 3) lagoas amostradas do sistema rio Paraná (Fig. 1). As lagoas analisadas diferem quanto as variações nas características físicas e químicas da água (Roberto et al. 2009), além de diferenças na estrutura do habitat, área, profundidade, altura do dique marginal, distância dos canais, composição de macrófitas, cobertura da vegetação ripária sobre o corpo aquático.

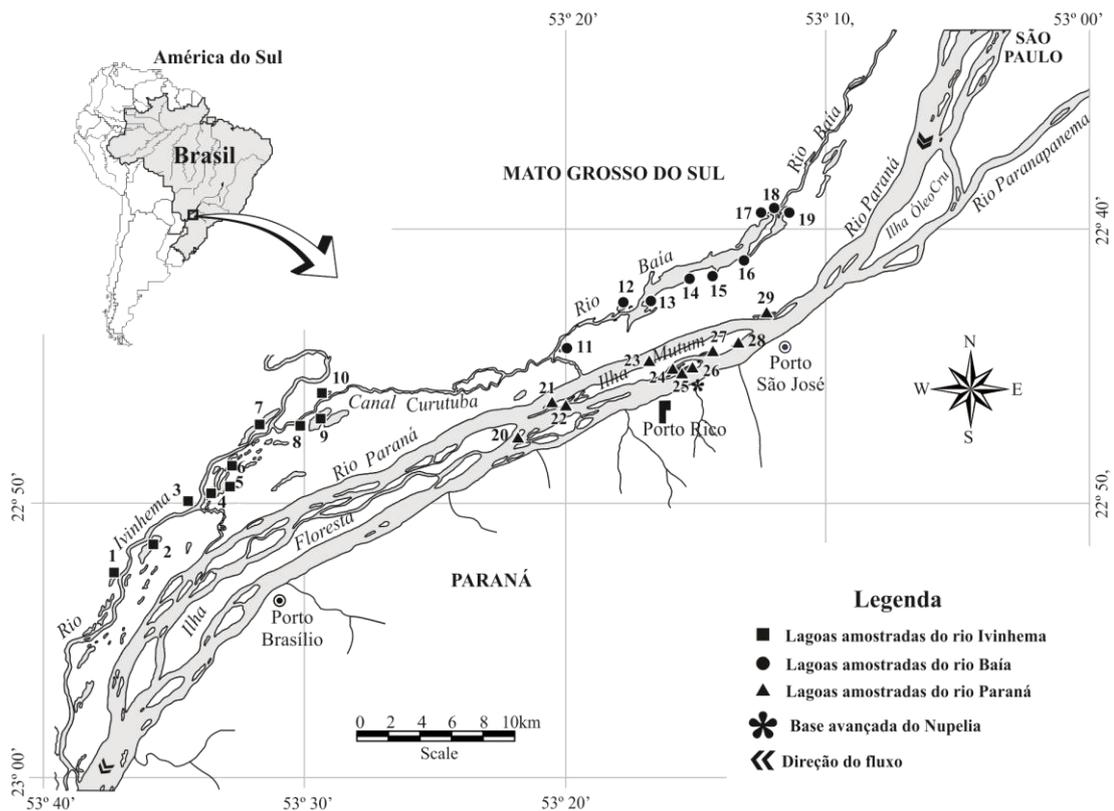


Figura 1. Mapa da planície aluvial do alto rio Paraná com a localização das lagoas amostradas. **Sistema Ivinhema:** 1) Peroba; 2) Ventura; 3) Zé do Paco; 4) Boca Ipoitã; 5) Patos; 6) Capivara; 7) Finado Raimundo; 8) Jacaré; 9) Sumida; 10) Cervo. **Sistema Baía:** 11) Traíra; 12) Guaraná; 13) Fechada; 14) Pousada Garças; 15) Porcos; 16) Aurélio; 17) Maria Luiza; 18) Gavião; 19) Onça. **Sistema Paraná:** 20) Pombas; 21) Manezinho; 22) Osmar; 23) Bilé; 24) Leopoldo; 25) Genipapo; 26) Clara; 27) Pau Véio; 28) Pousada; 29) Garças.

2.2 OBTENÇÃO DOS DADOS BIOLÓGICOS E ABIÓTICOS

Para o estudo do padrão de distribuição de Chironomidae realizamos amostragens trimestralmente, de março a dezembro de 2010, inseridas no Programa Ecológico de Longa Duração (PELD/CNPq). Em cada lagoa de inundação determinamos três pontos, em transecto de uma margem a outra, incluindo a região central e, realizamos em cada ponto, quatro amostragens com o pegador de fundo tipo Petersen modificado, sendo três para análise biológica e uma para análise sedimentológica e estimativa de teor de matéria orgânica.

Acondicionamos o material biológico coletado em galões que, posteriormente foi lavado com o auxílio de um sistema de peneiras com malhas 2,0; 1,0 e 0,2 mm, sendo os

organismos retidos nas duas primeiras malhas imediatamente fixados com álcool 80%. Fixamos todo o material retido na peneira 0,2 mm com álcool 70% para posterior triagem dos organismos sob microscópio estereoscópio em laboratório.

As larvas de Chironomidae encontradas durante a triagem do material foram dessecadas e montadas em lâminas com meio de Hoyer, de acordo com metodologia proposta por Trivinho-Strixino e Strixino (1995) e posteriormente identificadas ao menor nível taxonômico possível usando chaves de identificação de Trivinho-Strixino (2011) e Epler (2001). As lâminas estão armazenadas no laboratório de Zoobentos (NUPELIA/UEM).

Concomitantes às coletas biológicas o laboratório de Limnologia Básica/NUPELIA coletou os dados de temperatura da água; oxigênio dissolvido; pH; turbidez e condutividade. Os valores de clorofila *a*, Nitrato ($\text{NO}_3 \mu\text{g L}^{-1}$) e Ortofosfato ($\text{PO}_4 \mu\text{g L}^{-1}$) foram determinados a partir de uma alíquota de 500 ml de amostra de água acondicionada em frasco de polietileno e resfriada a -20°C , segundo métodos propostos por Golterman et al. (1978), Zagatto et al. (1981) e Mackereth et al. (1978), respectivamente.

Determinamos a cobertura arbórea sobre cada lagoa a partir de um espelho quadriculado, onde contamos o número de quadrados preenchidos, de acordo com a equação:

$$CA = \left(\frac{\sum_{i=1}^n Qp}{n} \right) * 100$$

onde a porcentagem de cobertura (*CA*) foi dada pela soma dos quadrados preenchidos (*Qp*) dividido pelo total de quadrados (*n*), multiplicados por 100.

Analisamos a composição do sedimento e estimativa do teor de matéria orgânica de acordo com a escala de Wentworth (1922) a partir da queima de 20 g de sedimento seco em mufla a 560°C , por cerca de quatro horas.

2.3 ANÁLISES DESCRITIVAS

Para analisar as variações nas características físicas (temperatura, cor, estrutura do substrato e do entorno, influência do canal), químicas (concentrações de oxigênio, nitrato, amônia e fosfato) e biológicas (influências das macrófitas, vegetação ripária e clorofila) de cada ambiente utilizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA; Gauch, 1986), que reduz a dimensionalidade dos dados, facilitando assim, a interpretação dos resultados e a

identificação de padrões espaciais. Utilizamos ANOVA para testar a significância dos eixos gerados pela PCA, e representando graficamente os resultados.

Para as análises de distribuição da comunidade de Chironomidae utilizamos os dados de presença/ausência dos táxons das 29 diferentes lagoas de inundação ao longo de um ano de coleta. Com o objetivo de verificar a suficiência amostral em relação à riqueza de táxons de cada local geramos curvas de acumulação para cada lagoa através do software livre R (R Development Core Team 2011).

Para determinar um valor que resumisse os dados de ocorrência dos táxons de Chironomidae pelas escalas amostradas, calculamos o Índice de Raridade (Ranta et al. 1999), dado pela fórmula:

$$IR = \frac{1}{\sum_{i=1}^n O}$$

(com $O < IR > 0$ e $1 \leq i \leq n$), onde O é o número de ambientes em que houve incidência do morfotipo i , e n é o número de ambientes estudados. Quanto mais rara for a ocorrência do morfotipo no ambiente, maior será o índice ($0 < IR \leq 1$). Através da somatória dos índices de raridade dos morfotipos $i_1, i_2, i_3, \dots, i_n$ registradas no ambiente j , obtivemos um Escore de Biodiversidade (Ranta et al. 1999), dado pela fórmula:

$$EB_j = \sum_{i=1}^n IR$$

onde BS_j é o escore de biodiversidade obtido para cada ambiente j ; e RI é o índice de raridade obtido para cada táxon i . Dessa forma, altos Escores para a Biodiversidade indicam a incidência de mais espécies raras no ambiente j analisado.

Como o Escore de Biodiversidade varia, conforme tanto o número de táxons encontrados quanto o número de ambientes amostrados, fizemos uma correção de seus valores, através da equação:

$$EB(\%) = \left(\frac{EB_j}{m} \right) * 100$$

onde $EB(\%)$ é a porcentagem do Escore de Biodiversidade do ambiente j , de acordo com a riqueza máxima de morfotipos (m) do estudo. Assim, as relações dos valores entre os ambientes são mantidas e os resultados encontrados podem ser comparados com os de outros trabalhos.

Para analisar a eficiência do Escore de Biodiversidade como uma medida da diversidade de certo local utilizamos uma análise de regressão linear para determinar um

modelo que sumarizasse o quanto o escore de Biodiversidade desse local é explicado por sua riqueza de táxons. A equação da reta obtida pela análise foi gerada de acordo com a fórmula:

$$BS = \alpha + \beta * S$$

onde: *EB* (Escore de Biodiversidade) representa a variável resposta; α é o intersepto gerado pela análise, β é o parâmetro gerado a partir dos dados e, *S* (Riqueza taxonômica) é a variável preditora. A análise e o gráfico foram realizados pelo software Statistica 7.1 (Statsoft 2005).

2.4 ANÁLISE DE ANINHAMENTO

Com o objetivo de se avaliar nossos pressupostos de que a comunidade de Chironomidae dos ambientes amostrados está distribuída de forma aninhada, calculamos o índice de NODF (“Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill”) proposto por Almeida-Neto et al. (2008) e Ulrich et al. (2009) através do software R (R Development Core Team, 2011). Escolhemos este índice por já conter um modelo nulo embutido em seu cálculo, que compara os valores do índice para os dados reais observados com as probabilidades de resultados esperados se a distribuição dos organismos ocorresse ao acaso, fornecendo um intervalo de confiança estatística ($p < 0,05$) aos resultados.

A matriz de incidência que utilizamos para a análise de aninhamento consiste de uma matriz $m \times n$ onde m representa o número de táxons registrados e n , o número de locais amostrados (nesse caso, número de lagoas). Se a espécie i foi ausente no ambiente j , a célula a_{ij} recebe valor 0 (zero), caso contrário, recebe o valor 1. Além disso, ordenamos a matriz de forma decrescente tanto para colunas quanto para linhas, ranqueando as áreas nas colunas de acordo com seu “status” de riqueza e ordenando os morfotipos de Chironomidae nas linhas, dos mais frequentes para os mais raros.

2.5 CORRELAÇÕES E ORDENAÇÃO ENTRE OS DADOS

Se a comunidade de Chironomidae é distribuída de maneira aninhada, é interessante comparar a composição dos morfotipos de cada lagoa com as características ambientais das mesmas, a fim de avaliar se o modelo de distribuição encontrado é determinado por fatores ambientais, ou foi gerada ao acaso.

Métodos recentes, que medem a variação do aninhamento como uma partição da beta-diversidade total do ambiente (p.ex. Baselga 2010) têm recebido críticas por alguns autores (p.

ex. Almeida Neto et al. 2012), que analisaram o índice utilizado e concluíram que este não expressava o significado atribuído a este. Por isso, calculamos tanto para os dados de presença e ausência de Chironomidae quanto para as variáveis ambientais, matrizes de dissimilaridade, convencionais, de acordo com a distância Euclidiana, e a partir dos valores dessas matrizes, realizamos um teste de Mantel, para testar a significância da correlação entre as duas matrizes.

A partir da significância do teste de Mantel, resumimos os resultados das análises anteriores em uma Análise de Correspondência Canônica (CCA; Ter Braak 1996), com o objetivo de avaliar e ordenar a ocorrência de Chironomidae em função das variáveis ambientais. As análises foram realizadas no software PC-Ord 5.0 (McCune e Mefford 1999), a significância dos eixos gerados foi testada por ANOVA, e os gráficos, confeccionados pelo software Statistica 7.1 (Statsoft 2005).

3 RESULTADOS

3.1 DESCRITORES AMBIENTAIS

Os dois primeiros eixos da (PCA) foram retidos para interpretação, segundo o critério de Broken-Stick, totalizando 42,54% de explicação da variabilidade dos dados físicos e químicos analisados (Tabela 1).

A distinção das lagoas em relação tanto às variáveis físicas e químicas da água, quanto às características do entorno e textura do substrato foi fundamental para o agrupamento das lagoas entre os eixos. A análise de variância (ANOVA) calculada com os escores dos eixos da PCA revelou diferenças significativas apenas entre os valores do eixo 1 (Fig. 2A), ressaltando a separação espacial das lagoas amostradas do rio Paraná em relação aos demais ambientes.

O eixo 1 foi influenciado negativamente pelos maiores valores de condutividade, nitrato, fósforo, matéria orgânica particulada grosso e maiores porcentagens de cobertura vegetal, e positivamente pelos menores valores de pH, turbidez e clorofila (Fig. 2B).

Tabela 1. Autovalores e porcentagem de explicação dos eixos retidos para explicação da Análise de Componentes Principais (PCA).

Eixo	autovalor	% explicação	% acumulada	Broken-stick
1	3,57	22,31	22,31	3,38
2	3,24	20,23	42,54	2,38

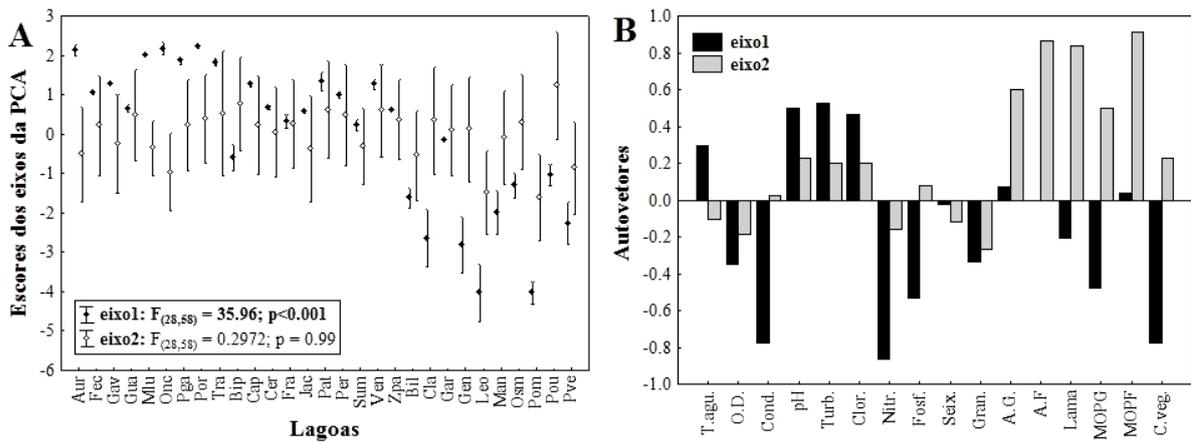


Figura 2. Análise de variância dos (A) e autovetores das variáveis limnológicas (B) que mais influenciaram os eixos 1 e 2 da Análise de Componentes Principais

3.2 DESCRITORES BIOLÓGICOS

Registramos um total de 9098 larvas de Chironomidae, identificadas em 86 morfotipos, pertencentes a três subfamílias: Chironominae (60), Orthoclaudiinae (4) e Tanypodinae (22). A partir da estabilização nas curvas de acumulação observadas para cada lagoa concluímos que o esforço amostral foi suficiente para a amostragem da riqueza de táxons existente nos ambientes analisados.

Tanto para a riqueza quanto para o Escore de Biodiversidade, os maiores valores foram registrados, em geral, para as lagoas amostradas do rio Paraná (Figs 3A e 3B). Entretanto, dentro de cada sistema foram observados alguns ambientes mais ricos que os demais: Maria Luiza para o sistema rio Baía; Cervo, Patos e Ventura no Ivinhema.

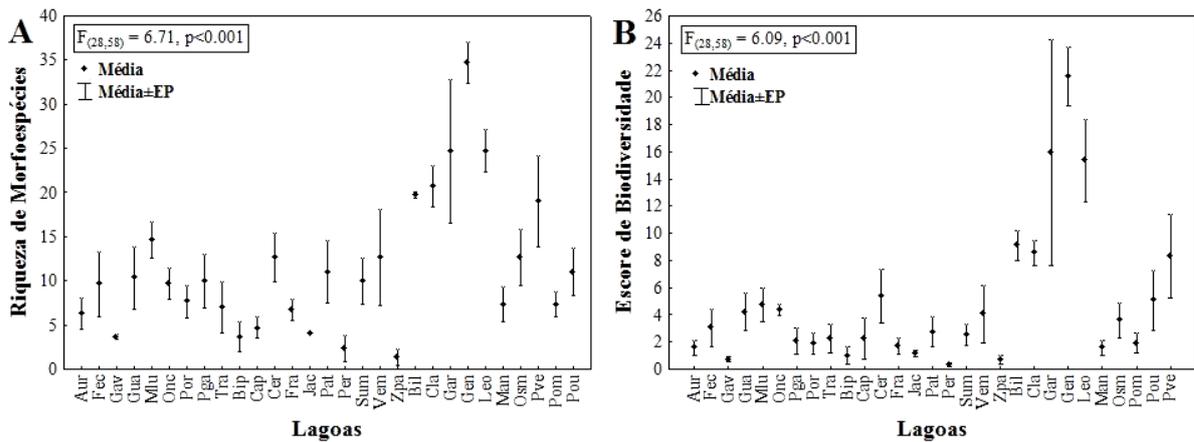


Figura 3. Número de táxons (A) e Escore de Biodiversidade e (B) registrados nas lagoas amostradas.

Os pressupostos de linearidade ($F_{(1,85)} = 256.31$ e $p < 0.001$) e normalidade dos resíduos ($K-S = 0.13$ e $p < 0.1$) foram alcançados, validando o modelo de regressão linear e demonstrando uma forte correlação entre o Escore de Biodiversidade e o Número de táxons ($r = 0,87$), onde 75% da variação do Escore de Biodiversidade foi explicada pela riqueza, seguindo uma tendência linear, com crescimento diretamente proporcional do Escore conforme se aumenta a riqueza de cada lagoa (Fig. 4).

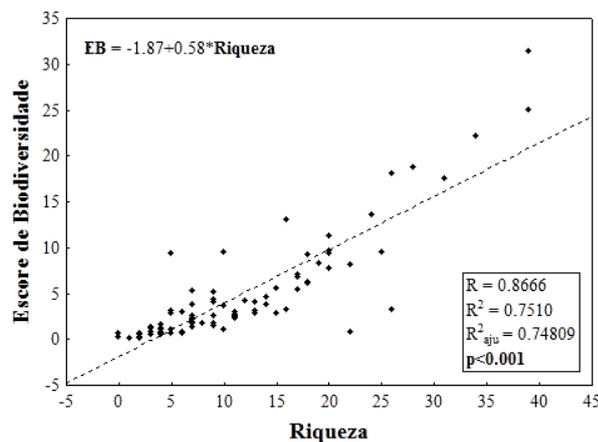


Figura 4. Análise regressão linear, com a porcentagem de variação explicada pela análise e equação da reta obtida.

3.3 ANÁLISE DE ANINHAMENTO

A partir da ordenação da matriz de presença e ausência dos gêneros de Chironomidae, geramos uma matriz de ocorrência dos táxons, onde observamos uma tendência de

preenchimento maior da porção superior esquerda, caracterizando uma matriz triangular superior (Fig. 5).

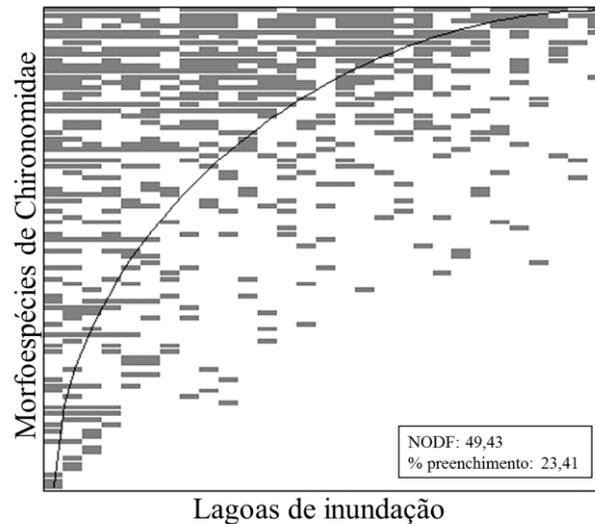


Figura 5. Matriz de presença (células preenchidas) e ausência (células vazadas) dos táxons de Chironomidae nas diferentes escalas espaciais analisadas.

A partir de 9999 aleatorizações da matriz original, a análise de aninhamento foi significativa ($p < 0,001$), com um índice de 49,44 e preenchimento da matriz de 23,41% (Tabela 2), indicando que a comunidade de Chironomidae apresenta uma distribuição aninhada nas lagoas de inundação analisadas.

Tabela 2. Resultados gerados pela análise de aninhamento.

	Índice de NODF						%preench.
	estatística	Z	2,50%	50%	97,50%	P	
n. colunas	56.54	38.82	22.51	24.16	25.83	<0,001	---
n. linhas	48.65	37.11	23.62	25.01	25.95	<0,001	---
NODF	49.44	38.94	23.50	24.95	25.92	<0,001	23.41

3.4 CORRELAÇÕES ENTRE OS DADOS BIOLÓGICOS E CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS

O teste de Mantel foi significativo ($p < 0,001$) e demonstrou uma correlação positiva entre as matrizes de dissimilaridade biótica e ambiental ($r_{\text{Mantel}} = 0,49$). Ou seja, quanto

maior a variação nas características abióticas, maior será a variação da composição das morfotipos entre as mesmas.

A Análise de Correspondência Canônica (CCA) foi significativa (Teste de Monte Carlo com $p < 0,01$) e representou 19,2% da variabilidade dos dados (Tabela 3). A análise de variância apresentou diferenças significativas entre os escores de ambos os eixos (Fig. 6), demonstrando uma evidente separação espacial entre lagoas mais próximas ao rio Paraná das demais (Fig. 7A).

Tabela 3. Tabela com os autovalores, % de explicação e teste de significância de Monte Carlo para os eixos 1 e 2 da Análise de Correspondência Canônica

	% expl.	expl. acum.	Autovalor	r (Pearson) autovalor * variáveis	Teste de Monte Carlo		
					Min.	Max.	P
eixo 1	11,3	11,3	0.30	0.99	0.20	0.28	0.01
eixo 2	7,9	19,2	0.21	0.95	0.16	0.22	

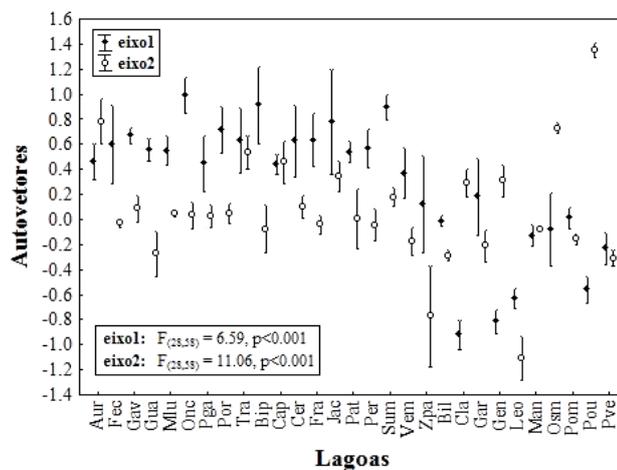


Figura 6. Análise de variância ANOVA entre os escores dos eixos 1 e 2 da CCA em relação as estações de coleta

Foi observada a formação de dois grupos no eixo 1 da CCA, sendo que o primeiro foi formado pelas lagoas próximas ao rio Paraná (Fig. 7A), e influenciadas pelos maiores valores de fósforo, matéria orgânica particulada grossa, condutividade, cobertura vegetal, nitrato, grânulos e oxigênio dissolvido (Fig. 7B). O segundo grupo, formado pelas demais lagoas pertencentes aos rios Baía e Ivinhema foi influenciado principalmente pelos maiores valores de temperatura da água, lama, turbidez, matéria orgânica particulada fina, e clorofila.

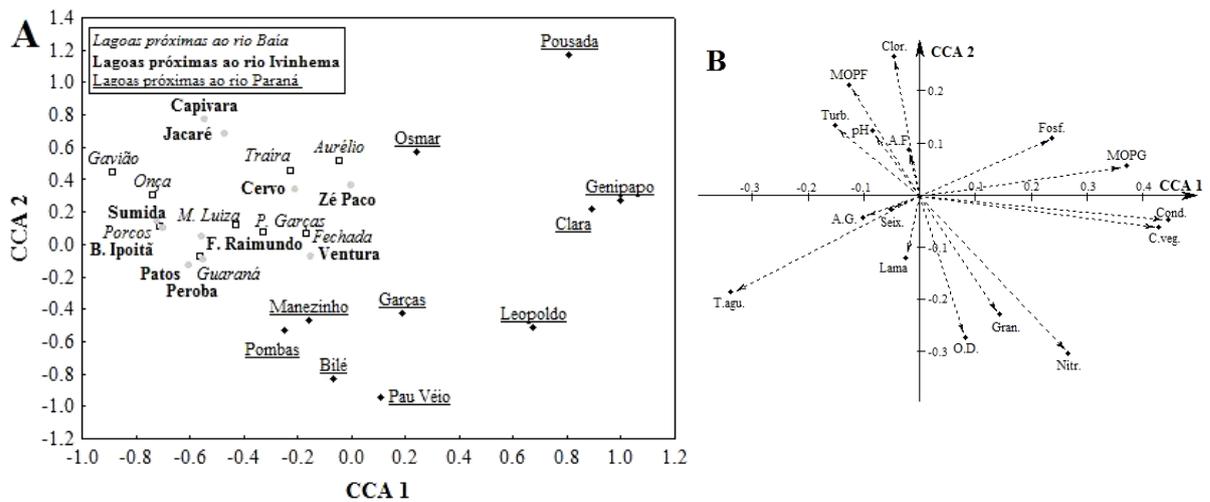


Figura 7. Diagrama de ordenação para os dois primeiros eixos da análise de Correspondência Canônica (CCA). Ordenações dos escores gerados pelos eixos 1 e 2 em relação às lagoas amostradas B) Ordenação das correlações dos dados ambientais com os escores dos eixos 1 e 2

4 DISCUSSÃO

4.1 ANINHAMENTO DA COMUNIDADE E SUAS CORRELAÇÕES COM AS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS

Os resultados obtidos na análise de regressão entre a riqueza e o Escore de Biodiversidade sugerem uma relação positiva entre esses parâmetros. Tal tendência não é tão óbvia, pois nem sempre alta riqueza significa que o local terá um Escore de Biodiversidade elevado. Isso porque podem existir áreas com alto número de táxons, só que, se estes são comuns também a outros locais, seus índices de raridade serão baixos, o que reduz o Escore de Biodiversidade local. Por outro lado, quanto mais rara for uma espécie, mais alto será seu índice de raridade e o ambiente onde ela ocorre, terá consequentemente, um Escore de Biodiversidade mais elevado. Portanto, a partir da análise de regressão, podemos concluir que os ambientes amostrados com alta riqueza, realmente comportam espécies mais raras que, provavelmente dependem dos recursos ambientes fornecidos apenas por essas áreas, e validaram o índice utilizado, como uma boa métrica para determinar a diversidade local.

A partir da Análise de Componentes Principais observamos um agrupamento entre as lagoas amostradas do rio Paraná, distinguindo-as das demais. Os ambientes dessa área são particularmente interessantes, pois o tamanho reduzido de seus corpos de água, assim como os processos históricos de suas formações, favorece a presença de uma vegetação arbórea densa e bem preservada em suas margens, que promovem características limnológicas similares. Todos esses fatores podem ter influenciado para os altos valores encontrados tanto para a riqueza de táxons quanto para o Escore de Biodiversidade.

A presença de vegetação arbórea nas margens das lagoas amostradas no rio Paraná, aliada aos maiores valores de nitrato, fósforo e matéria orgânica particulada grossa, podem indicar uma maior entrada de folhido e galhos no sedimento nesses corpos de água, o que, segundo Sanseverino e Neissimian (2008), fornece recurso alimentar e abrigo para as larvas de muitos gêneros deste grupo. Da mesma forma, Callisto et al. (2002) e Kleine e Trivinho-Strixino (2005) ressaltam a relação positiva entre a presença de vegetação ripária com a riqueza tanto de Chironomidae quanto de outros invertebrados. Tal fato, mais a soma de todas as demais características ambientais desses corpos de água, são reforçados pela teoria de seleção de habitat, que prediz que tanto a dispersão quanto a colonização de áreas que fornecem um melhor fitness à espécie são fortemente não aleatórias (Van Baalen e Hochberg 2001, Morris 2003).

Apesar da análise de aninhamento ser amplamente utilizada para medir a estrutura de uma comunidade biológica (Fleishman e Murphy 1999, Hylander et al. 2005, Meyer e Kalko 2008), incluindo ambientes lênticos de água doce (Baber et al. 2004, Angeler et al. 2008, Wissinger et al. 2009), poucos estudos exploraram os fatores que levam a este padrão (Florencio et al. 2011). Por isso, correlações entre a composição de espécies com as características do ambiente são importantes para o melhor conhecimento dos processos que dirigem as comunidades biológicas de uma área.

A presença de lagoas com diferentes tanto nas características ambientais quanto nos padrões de composição e riqueza dentro de cada sistema são essenciais para manter a dinâmica da comunidade dentro da planície de inundação como um todo, e provavelmente contribuíram para o padrão de aninhamento que encontramos. Apesar de Chironomidae serem organismos alados quando adultos (Armitage, 1995), sua capacidade de dispersão, quando consideramos apenas um período reprodutivo é limitada, o que torna as lagoas de maior riqueza de táxons importantes dispersores da comunidade para ambientes próximos (*mass effect*; Gonzalez, 2009), mais pobres, onde a colonização de determinada espécie dependerá dos seus requerimentos ambientais, (*species sorting*; Gonzalez, 2009).

Há muito tempo, sabe-se que ambientes mais heterogêneos suportam maior número de espécies, onde deve existir uma relação entre a diversidade de espécies e a complexidade estrutural do ambiente (Cornell e Lawton 1992; Bell et al. 1991). As correlações entre as matrizes de dissimilaridade biótica e ambiental que encontramos neste trabalho concordam com esses autores, sugerindo que quanto mais dissimilares são as características ambientais de duas lagoas, menor será o número de espécies compartilhadas entre elas.

Embora originalmente extinções históricas fossem assumidas como as principais causas do aninhamento de uma região (Atmar e Paterson 1993), imigrações locais, através das habilidades diferenciais de dispersão das espécies podem também ser muito importantes na geração do aninhamento (Cook e Quinn 1995) e, aliadas aos requerimentos de cada espécie para colonizar ou não um ambiente, pode ter sido a principal causa do aninhamento da comunidade de Chironomidae das lagoas de inundação. Esses resultados, reforçados pela significância do teste de Mantel, sugerem que a distribuição aninhada de Chironomidae segue uma tendência não aleatória, ou seja, há uma influência dos fatores ambientais de cada lagoa sobre a seleção dos morfotipos.

4.2 MODELO CONCEITUAL SOBRE O PADRÃO ANINHADO DA COMUNIDADE DE CHIRONOMIDAE

O padrão aninhado da comunidade de Chironomidae que observamos aqui concorda com Cook et al. (2004), que considera o aninhamento como o resultado do conjunto de espécies de toda a região que está sendo filtrado pelas restrições ambientais específicas de cada uma. Assim, a distribuição de cada táxon entre as lagoas é determinada por suas capacidades de superar as limitações ambientais. Partindo desses pressupostos e com base nos resultados obtidos, podemos criar um modelo conceitual sobre o padrão de distribuição aninhada da comunidade de Chironomidae em lagoas de inundação, aonde o aninhamento irá se desenvolver se existir uma relação hierárquica entre (1) as espécies – na sua sensibilidade aos fatores limitantes, e (2) localidades – se são capazes ou não de suportar a espécie (Fig. 9, adaptado de Cook et al. 2004).

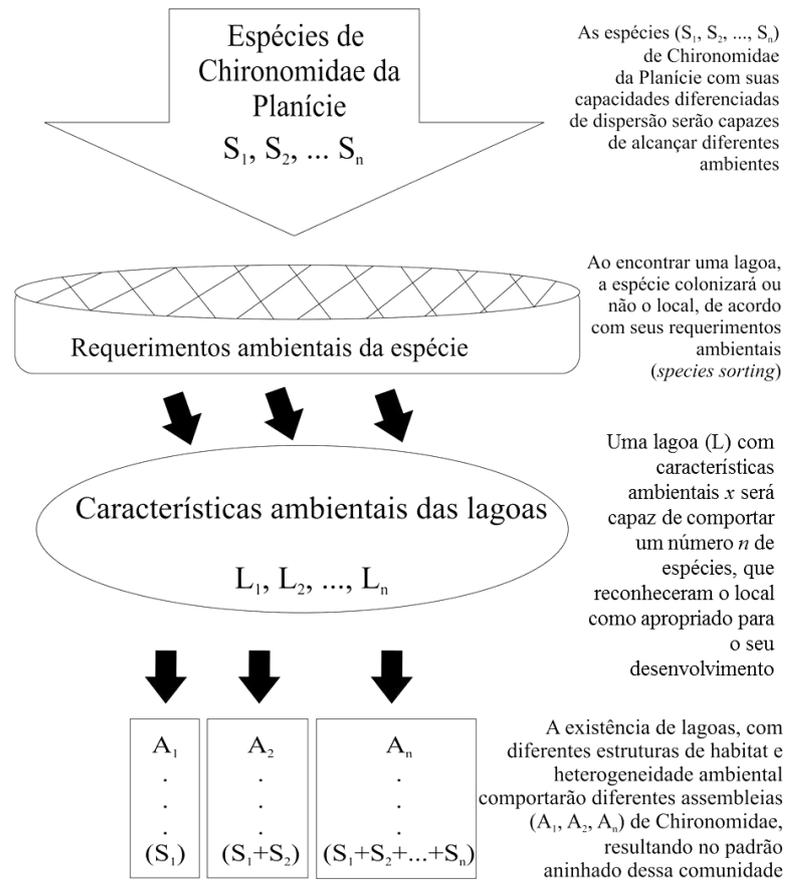


Figura 8. Modelo conceitual dos processos que levarão a comunidade de Chironomidae ao padrão de distribuição aninhada em lagoas de inundação (Adaptado de Cook et al. 2004).

As correlações que encontramos entre o padrão de ocorrência dos táxons de Chironomidae e as características ambientais são importantes para os estudos sobre conservação e manejo do ecossistema, pois segundo Summerville et al. (2003), há uma tendência de mudança de foco da biologia da conservação: da preservação de uma única espécie rara dentro de um determinado habitat para a preservação de comunidades inteiras dentro de regiões maiores, exigindo que maior atenção seja dada para a composição da Biodiversidade e na maneira como as espécies interagem espacialmente.

Essa mudança deve se, em parte, ao fato de que modelos baseados nos padrões entre espécies e habitat raramente são válidos para todas as espécies dentro de uma mesma comunidade (Nally e Fleishman 2004). Por isso, por ser capaz de detectar assembleias que englobam a maior parte da riqueza de espécies de um local, a análise de aninhamento tem sido considerada uma importante ferramenta na busca por padrões de distribuição de uma

comunidade biológica e tem sido amplamente utilizada nos trabalhos de conservação e manejo da biodiversidade de determinada área.

Nossa compreensão do estado de conservação tanto das espécies quanto dos ecossistemas é pobre no mundo todo (Nally e Fleishman, 2004). Dessa forma, avaliar seu estado atual e estimar como as características ambientais podem afetar sua condição futura são medidas vitais para a tomada de decisões que maximizam a proteção da diversidade biológica e dos serviços fornecidos pelo ecossistema. Como demonstramos, a partir das características ambientais é possível prever o quanto um ambiente será rico em número de táxons de Chironomidae, contribuindo assim para estudos futuros sobre composição e riqueza desta comunidade.

Por estar no contexto de metacomunidades, o modelo de distribuição aninhada que encontramos sugere que, apesar da existência de lagoas que englobam a maior parte da riqueza de Chironomidae, considerando a capacidade de dispersão e requerimentos ambientais das espécies, deve haver uma forte interação entre todos os ambientes da área. Portanto, áreas que comportem locais com diferentes padrões de riqueza e composição são fundamentais para manter a diversidade do grupo, dadas as dinâmicas tanto biológicas, quanto ambientais encontradas.

Conhecemos pouco sobre a distribuição de invertebrados, e como eles são influenciados pelo ambiente (Pressey et al., 2000; Zickovich e Bohonak, 2007), portanto, são sugeridos novos estudos, que englobem outros grupos, não citados aqui, de maneira que padrões de distribuição semelhantes ao que encontramos sejam registrados para toda a comunidade aquática, aperfeiçoando assim, planos de conservação, que incluam áreas de, tanto alta riqueza de táxons, quanto de elevados índices de Biodiversidade.

REFERÊNCIAS

- Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. – *Oikos*. 117: 1227–1239.
- Almeida Neto et al. 2012. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga 2010. – *Global Ecology and Biogeography*. 21: 772–777.
- Angeler, D.G. et al. 2008. Microinvertebrate and plant beta diversity in dry soils of a semiarid agricultural wetland complex. – *Marine and Freshwater Research*. 59: 418–428.

- Armitage, P. et al. 1995. *The Chironomidae: The biology and ecology of non-biting midges.* – Chapman e Hall, London.
- Atmar, W. e Patterson, B. D. 1993. On the measure of order and disorder in the distribution of species on archipelagos. *Oecologia*. 96: 373–382.
- Baber, M. J. et al. 2004. The relationship between wetland hydroperiod and nestedness patterns in assemblages of larval amphibians and predatory macroinvertebrates. – *Oikos* 107: 16–27.
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. – *Global Ecology and Biogeography*. 19(1): 134–143
- Bell S. S. et al. 1991. *Habitat Structure: the Physical Arrangement of Objects in Space.* – Chapman & Hall, London.
- Bloch, C. P. et al. 2007. Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. – *Oikos*. 116: 395–406.
- Cadotte, M. W. et al. 2006. The effects of resource enrichment, dispersal, and predation on local and metacommunity structure. – *Oecologia*. 149: 150–157.
- Callisto, M. et al. 2002. The influence of eucalyptus plantations on the macrofauna associated with *Salvinia auriculata* in southeast Brazil. – *Braz. J. Biol.* 62(1): 63–68.
- Cook, R. R. e Quinn, J. F. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. – *Oecologia*. 102: 413–424.
- Cook, R. R. e Quinn, J. F. 1998. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. – *Oecologia*. 113: 584–592.
- Cook, R. R. et al. 2004. Geographic variation in patterns of nestedness among local stream fish assemblages in Virginia. – *Oecologia*. 140: 639–649.
- Cornell, H. V. e Lawton, J. H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. – *Journal of Animal Ecology*. 61(1): 1–12.
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals.* – John Wiley & Sons, Inc.

- Downes, B. J. et al. 2000. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. – *Oecologia*. 123: 569–581.
- Eletrosul. 1986. Ilha Grande: A vegetação da área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Ilha Grande (PR/MS). Florianópolis.
- Epler, J. H. 2001. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. Special Publication SJ2001-SP13. Disponível em: <<http://www.esb.enr.state.nc.us/BAUwww/Chironomid.htm>>. (último acesso em 07/09/2010).
- Fernández, A. I. et al. 2009. False Correlates of Nested Patterns: A Case Study Using Temporary Pond Microcrustaceans. - *Internat. Rev. Hydrobiol.* 94(5): 513–527
- Fernández-Juricic, E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with birds in an urban fragmented landscape. – *Oecologia*. 131: 269–278.
- Fleishman, E. e Murphy, D. D. 1999. Patterns and processes of nestedness in a Great Basin butterfly community. – *Oecologia*. 119: 133–139.
- Florencio, M. et al. 2011. Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. – *Oecologia*. 166(2): 469–483.
- Gauch J. R. 1986. *Multivariate analysis in community ecology*. – Cambridge: Cambridge University Press, 298p.
- Gilpin, M.E. & Hanski, I.A. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. – Academic Press, London.
- Golterman, H. L. et al. 1978 *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. 2nd ed. – Blackwell Scientific (IBP Handbook, no. 8).
- Gonzalez A. 2009 *Metacommunities: Spatial Community Ecology*. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. – John Wiley and Sons Inc, Chichester.
- Hylander, K. et al. 2005. Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. – *Oikos* 108: 351–361.
- Kodric-Brown, A. e Brown, J. H. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. – *Ecology*. 74: 1847–1855.

- Kleine, P e Trivinho-Strixino, S. 2005. Chironomidae and other aquatic macroinvertebrates of a first order stream: community response after habitat fragmentation. – *Acta Limnologica Brasiliensia*. 17(1): 81–90.
- Lansac-Tôha, F. A. et al. 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. – *Brazilian Journal of Biology*. 69(2): 539–549.
- Leibold, M. A. e Mikkelsen, G. M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. – *Oikos*. 97: 237–250.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. – *Ecology Letters*. 7: 601–613.
- Mackereth, F. Y. H. et al. 1978. Water analysis some revised methods for limnologist. *Ambleside: Freshwater Biological Association – Freshwater Biological Association. Scientific Publication*. v. 36.
- McCune, B.; & Mefford, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4. MjM Software Design. – Gleneden Beach, Oregon, 237p.
- Meyer, C. F. J. e Kalko, E. K. V. 2008. Bat assemblages on Neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. – *Diversity and Distributions*. 14: 644–654.
- Moore, J. E. E Swihart, R. K. 2007. Toward ecologically explicit null models of nestedness. – *Oecologia*. 152: 763–777.
- Morris, D. W. 2000. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. – *Oecologia*. 136: 1–13.
- Nally, R. M. e Fleishman, E. 2004. A successful predictive model of species richness based on indicator species. – *Conservation Biology*. 18(3): .646–654.
- Orfeo, O. E Stevaux, J. C. 2002. Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Paraná River (Argentina and Brazil). – *Geomorphology*. 44: 309–322.
- Patterson, B. D. e Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. – *Biological Journal of the Linnean Society*. 28: 65–82.

- Pressey, R. L. et al. 2000. Using abiotic data for conservation assessments over extensive regions: quantitative methods applied across New South Wales, Australia. – *Biological Conservation*. 96: 55–82.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- Ranta, P. et al. 1999. Selection of Islands for Conservation in the Urban Archipelago of Helsinki, Finland. – *Conservation Biology*. 13(6): 1293–1300.
- Rashleigh, B. 2008. Nestedness in riverine mussel communities: patterns across sites and fish hosts. – *Ecography*. 31: 612–619.
- Roberto, M. C., N. F. Santana, and S. M. Thomaz. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69(2, Suppl.):717-725.
- Rosin, GC., Oliveira-Mangarotti, DP., Takeda, AM. and Butakka, CMM., 2009. Consequences of a dam construction upstream from the Upper Paraná River floodplain (Brazil): temporal analysis of the Chironomidae community over an eight-year period. *Revista Brasileira de Biologia = Brazilian Journal of Biology*, vol. 69, p.591-608.
- Rosin GC., Oliveira-Mangarotti, DP. and Takeda, AM., 2010. Chironomidae (Diptera) community structure in two subsystems with different states of conservation in a floodplain of southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 22, p.276-286.
- Sanseverino, A. M. e Nessimian, J. L. 2008. Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhigo submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). – *Revista Brasileira de Entomologia*. 52(1): 95–104.
- Shostell, J. M. e Williams, B. S. 2007. Habitat complexity as a determinate of benthic macroinvertebrate community structure in cypress tree reservoirs. – *Hydrobiologia*. 575: 389–399.
- Souza Filho, E. e Stevaux, J. C. 2004. Geomorphology of the Paraná River in the reach between the Paranapanema and Ivaí Rivers. In: AGOSTINHO, A. A. et al. (eds.). *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*. – Eduem. pp. 8–13.
- Statsoft, Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1 – www.statsoft.com.

- Summerville, K. S. et al. 2003. Spatial Variation in Species Diversity and Composition of Forest Lepidoptera in Eastern Deciduous Forests of North America. – *Conservation Biology*. 17(4): 1045–1057.
- TER BRAAK, C. J. F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. – *Ecology*. 67: 1167–1179.
- Thomaz, S. M. et al. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplains systems. – *Hydrobiologia*. 579(1): 1–13.
- Tolonen, K. T. et al. 2001. Influences of habitat type and environmental variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. – *Archiv für Hydrobiologie*. 152: 39–67.
- Trivinho-Strixino, S. e Strixino, G. 1995. Larvas de Chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo. Guia de Identificação e Diagnose dos gêneros. – São Carlos/SP: UFSCar.
- Trivinho-Strixino, S. 2011. Larvas de Chironomidae. Guia de Identificação. – São Carlos, Depto Hidrobiologia/Lab. Entomologia Aquática/UFSCar.
- Ulrich, W. et al. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. – *Oikos*. 118: 3–17.
- Van Baalen M. e Hochberg M. E. 2001. Dispersal in antagonistic interactions. In: Clobert J. et al. (eds) *Dispersal*. – Oxford University Press, New York., pp 299–310.
- Velho, L. F. M. et al. 2004. Testate amoeba (Rhizopoda) diversity in plankton of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. – *Hydrobiologia*. 523: 103–111.
- Wentworth, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. – *Journal of Geology*. 30: 377–392.
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. – *Papéis Avulsos de Zoologia*. 33: 1–25.
- Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. – *Ecology*. 73: 1984–2000.
- Wissinger, S. A. et al. 2009. Absence of species replacements between permanent and temporary lentic communities in New Zealand. – *Journal of the North American Benthological Society*. 28: 12–23.
- Worthen, W. B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. – *Oikos*. 76: 417–426.

- Worthen, W. B. et al. 1998. Community structure and environmental stress: desiccation promotes nestedness in mycophagous fly communities. – *Oikos*. 81: 45–54.
- Wright, D. H. et al. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. – *Oecologia*. 113: 1–20.
- Zagatto, E. A. G. et al. 1982. Manual de análises de plantas empregando sistemas de 1982.
- Zickovich, J. M. e Bohonak, A. J. 2007. Dispersal ability and genetic structure in aquatic invertebrates: a comparative study in southern California streams and reservoirs. – *Freshwater Biology*. 52: 1982–1996.