

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

ROGER PAULO MORMUL

Efeito da complexidade estrutural e da distância da fonte de dispersão sobre a densidade e diversidade de invertebrados: um experimento com macrófitas artificiais

Maringá
2008

ROGER PAULO MORMUL

Efeito da complexidade estrutural e da distância da fonte de dispersão sobre a densidade e diversidade de invertebrados: um experimento com macrófitas artificiais

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.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
Co-orientadora: Prof^a Dr^a Alice Michiyo Takeda.

Maringá
2008

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

M865e Mormul, Roger Paulo, 1985-
Efeito da complexidade estrutural e da distância da fonte de dispersão sobre a densidade e diversidade de invertebrados : um experimento com macrófitas artificiais / Roger Paulo Mormul. -- Maringá, 2008.
42 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2008.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

Co-Orientador: Profª Drª Alice Michiyo Takeda.

1. Ecologia de planície de inundação - Complexidade estrutural. 2. Sistemas rio-planície de inundação - Diversidade de invertebrados. 3. Macrófitas artificiais - Dimensão fractal. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -577.66
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

ROGER PAULO MORMUL

Efeito da complexidade estrutural e da distância da fonte de dispersão sobre a densidade e diversidade de invertebrados: um experimento com macrófitas artificiais

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. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Profª Drª Claudia Tasso Callil
Universidade Federal do Mato Grosso

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 04 de agosto de 2008.

Local de defesa: Auditório do Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a minha Esposa, minha Mãe, meu Pai, minhas Sobrinhas, ao meu Irmão e sua Esposa. Mas dedico em especial, aos meus Professores do ensino fundamental, do ensino médio, da graduação e pós-graduação.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA).

Ao Dr. Koen Martens.

À Dr.^a Janet Higuti.

Ao Nadson Ressayé Simões da Silva.

Ao Rômulo Diego de Lima Behrend.

À Dr.^a Alice Michiyo Takeda.

Ao Wilson T.Z. Souza.

À Giuliane Marques.

Ao Marcio José da Silveira.

Ao Alfredo.

Ao Dr. Luis Carlos Gomes.

Principalmente ao meu orientador Dr. Sidinei Magela Thomaz.

EPÍGRAFE

Feliz aquele que transfere o que
sabe, e aprende o que ensina.

(CORA CORALINA)

Existem três tipos de pessoas: as
que deixam acontecer, as que fazem
acontecer e as que perguntam o que
aconteceu.

(JOHN RICHARDSON JR.)

Efeito da complexidade estrutural e da distância da fonte de dispersão sobre a densidade e diversidade de invertebrados: um experimento com macrófitas artificiais

RESUMO

A complexidade estrutural dos habitats e a distância das fontes de dispersão têm sido considerados importantes fatores determinantes da diversidade de espécies. As medidas da geometria fractal tem sido uma alternativa viável para medir a primeira variável. No presente trabalho é testada a hipótese de que a complexidade estrutural e a distância de uma fonte de dispersão afetam a densidade e a diversidade de macroinvertebrados em macrófitas submersas. Para testar essa hipótese foram utilizados substratos artificiais com diferentes dimensões fractais, incubados a distintas distâncias de um banco de macrófitas (considerado uma fonte de dispersão de invertebrados) em um ambiente aquático Neotropical. A relação entre a complexidade estrutural das macrófitas e a densidade e diversidade de macroinvertebrados associados aos substratos artificiais foi significativa. Por outro lado, a distância da fonte de dispersão afetou negativamente a densidade e diversidade de invertebrados associados. Porém, foi notável que para *Oligochaeta* os efeitos da complexidade estrutural foram significativos nas macrófitas artificiais posicionadas distante da fonte de dispersão, mas não foram significativos nas macrófitas posicionadas mais próximo da fonte. Assim, os efeitos da complexidade estrutural dependem da distância da fonte de dispersão, pelo menos para esse grupo específico. Estes resultados salientam que a complexidade estrutural e a distância da fonte de dispersão devem ser consideradas em conjunto para explicar a diversidade de invertebrados em sistemas rio-planície de inundação. Além disso, os resultados também demonstraram um grande potencial na utilização da dimensão fractal como uma medida para quantificar complexidade estrutural nos habitats aquáticos, especialmente em pequenas escalas espaciais percebidas pelos macroinvertebrados.

Palavras-chave: Dimensão fractal. Fonte de dispersão. Biodiversidade.

Effect of structural complexity and distance from dispersion source on density and diversity of invertebrates: an experimental approach with artificial macrophytes

ABSTRACT

The structural complexity of habitats and distance from dispersion source has been considered important determinants of species diversity. Measures of fractal geometry are a strong alternative to quantify the first variable. In this paper we tested the hypothesis that structural complexity and distance from a dispersion source affect the density and diversity of macro-invertebrates on submerged macrophytes. To test this hypothesis we used artificial substrates with different fractal dimensions, which were incubated at different distances from a dispersion source (a stand of macrophyte) in a Neotropical aquatic environment. The relationship between structural complexity of macrophytes and density and diversity of total invertebrates attached on artificial substrates was significant. On the other hand, distance from dispersion source affected negatively both the density and diversity of the attached invertebrates. However, it was noticeable that for Oligochaete the effects of structural complexity was significant in the artificial plants positioned farther, but it was not significant in the plants positioned closer to the dispersion source. Thus, the effects of complexity depended on distance from dispersion source at least for this specific group of macro-invertebrates. These results highlight that both, structural complexity and distance from dispersion source, should be considered together to explain diversity of invertebrates in river-floodplain systems. In addition, our results also showed a great potential in using fractal dimension as a tool to quantify structural complexity in aquatic habitats, especially at small spatial scales perceived by macroinvertebrates.

Key words: Fractal dimension. Dispersion source. Biodiversity.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Biology*.
Disponível em:
<<http://www.blackwellpublishing.com/submit.asp?ref=0046-5070&site=1>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	MÉTODOS.....	15
2.1	Área de estudos.....	15
2.2	O experimento	15
2.3	Dimensão fractal.....	18
2.4	Análise dos dados	19
3	RESULTADOS	20
4	DISCUSSÃO	25
5	REFERÊNCIAS	31
6	ANEXO	40

Introdução

A diversidade de espécies exerce papel fundamental na manutenção dos serviços dos ecossistemas aquáticos e terrestres, sendo significativamente relacionada, por exemplo, com a produtividade e a estabilidade dos mesmos (p.ex., Engelhardt & Ritchie, 2002; Loreau *et al.*, 2002). São diversos os fatores que afetam a diversidade, destacando-se a distância de uma fonte de dispersão (MacArthur & Wilson, 1967; Simberloff, 1974), área disponível para colonização (Ricklefs & Lovette, 1999; Neigel, 2003), complexidade estrutural do habitat – ou simplesmente “complexidade” (MacArthur & MacArthur, 1961; Jeffries, 1993), entre outros. Embora esses fatores sejam, em geral, analisados individualmente, os mesmos devem ser considerados em conjunto, pois podem influenciar a diversidade sinergicamente e de forma independente (p.ex., Rolon *et al.*, 2008).

Os estudos conceituais que enfocaram os fatores que afetam a diversidade permitiram lançar hipóteses testáveis, como a que explica a relação diversidade-complexidade e a que associa a diversidade em ilhas às suas áreas e distâncias do continente. A relação diversidade-complexidade revela que, em geral, maiores complexidades suportam alta diversidade, pois locais mais estruturados conferem maior riqueza de habitats ou nichos (MacArthur & MacArthur, 1961; Bell *et al.*, 1991; Kelaher, 2003). A teoria do equilíbrio do número de espécies em ilhas (conhecida como biogeografia de ilhas) demonstra a importância do tamanho da área a ser colonizada e da distância que essa se encontra da fonte de dispersão, uma vez que áreas mais próximas a fontes e/ou maiores possuem riqueza de espécies mais elevada (MacArthur & MacArthur, 1961; Simberloff, 1974).

Um grande desafio em trabalhar com a estruturação de habitat e distância da fonte está na identificação da escala mais relevante para os organismos (Taniguchi *et al.*, 2003; Taniguchi & Tokeshi, 2004), bem como na demonstração de quais graus de complexidade e

quais distâncias afetam a comunidade biótica (Taniguchi *et al.*, 2003; Taniguchi & Tokeshi, 2004; Dibble *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2008). Em pequenas escalas espaciais, os habitats aquáticos podem ser estruturados por diferentes tipos de substratos, incluindo macrófitas submersas e outros objetos, que têm sido estudados por influenciarem a diversidade de vários grupos de organismos, dentre eles os invertebrados (Scealy *et al.*, 2007; Cooper *et al.*, 1997). As plantas aquáticas são componentes importantes na estruturação do ecossistema, promovendo modificações em sua arquitetura e afetando, por conseguinte, o crescimento e sobrevivência dos organismos aquáticos (Carpenter & Lodge, 1986; Dionne & Folt, 1991). O aumento da complexidade de habitats com vegetação disponibiliza áreas para colonização e eleva a diversidade de invertebrados (Taniguchi *et al.*, 2003; Raizer & Amaral, 2001; Thomaz *et al.*, 2008). A importância das macrófitas como substrato ou área de refúgio para macroinvertebrados (Melo *et al.*, 2002; Takeda *et al.*, 2003; Thomaz *et al.*, 2008), rotíferos, protozoários (Bonecker *et al.*, 1998; Lansac-Tôha *et al.*, 2003) e peixes (Delariva *et al.*, 1994; Agostinho *et al.*, 2002; Pelicice *et al.*, 2005) tem sido mostrada em diversos habitats aquáticos neotropicais. De forma similar, em riachos da Austrália, foi encontrada maior densidade e diversidade de espécies de invertebrados bênticos nas plantas submersas do que nos sedimentos adjacentes (O'Connor, 1991, 1992). Pode-se associar esses resultados às diferentes morfologias das macrófitas, o que as possibilitam suportar diversas comunidades bióticas (Jeffries, 1993; McAbendroth, *et al.*, 2005). Contudo, estudos que objetivam testar os efeitos da complexidade estrutural de macrófitas sobre a densidade e diversidade de invertebrados aquáticos são limitados pela correlação entre complexidade e área, tornando difícil separar os efeitos desses dois fatores (Kostylev, 1996; Johnson *et al.*, 2003; Kostylev, 2005; Thomaz *et al.*, 2008). O efeito da área superficial também está correlacionado às taxas locais de extinção e colonização (MacArthur & Wilson, 1967).

Os estudos acerca da complexidade e da colonização por invertebrados são escassos de acordo com Scaely *et al.* (2007), mesmo sabendo-se que as macrófitas são um sistema ideal para examinar essa relação (Taniguchi *et al.*, 2003). A escassez de estudos deve-se, em parte, à dificuldade em se estabelecer métodos padronizados para medir tal complexidade de estruturas vegetais (Dibble *et al.*, 2006). Muitos estudos tentaram encontrar uma forma de quantificar a complexidade, aplicando a geometria fractal na metodologia de estudo (Halley *et al.*, 2004; Marsden *et al.*, 2002; Alados *et al.*, 2005; Jeffries, 1993; Dannowski & Block, 2005; Kostylev *et al.*, 2005; Thomaz *et al.*, 2008).

A geometria fractal vem sendo usada na ecologia para avaliar a complexidade de habitats terrestres e aquáticos, em diferentes escalas espaciais (p.ex., Brooks & Wiley, 1988; Cohen *et al.*, 1990; Loehle *et al.*, 1996; Li, 2000; Alados, *et al.*, 2003; Alados, *et al.*, 2005). A relação de escala e dimensão fractal promove uma estrutura analítica que simplifica a complexidade e favorece o entendimento dessa dinâmica (Brown *et al.*, 2002; Alados *et al.*, 2005). A dimensão fractal consiste em uma análise de repetições comuns em diferentes escalas espaciais que podem alterar a complexidade de uma área determinada (Ritchie & Olf, 1999). Essa dimensão promove uma medida descritiva que possibilita a quantificação e comparação de sistemas quanto à sua complexidade de acordo com o número de observações repetidas (Dannowski & Block, 2005; Frost *et al.*, 2005).

A complexidade também influencia a estrutura de tamanho dos indivíduos que compõem as populações de invertebrados (McAbendroth, *et al.*, 2005), sendo que habitats mais complexos são colonizados, predominantemente, por organismos de tamanho corpóreo pequeno, quando comparados com organismos que habitam ambientes com menor complexidade.

A comunidade de invertebrados aquáticos é composta por uma variedade de organismos com tamanhos corpóreos diversos e sua distribuição e densidade são influenciadas

pela estruturação da vegetação (Dvorak & Best, 1982; Scheffer, *et al.*, 1984). Assim, a colonização de macrófitas por esses animais pode ser utilizada como uma ferramenta para testar conceitos ecológicos, tais como o papel da distância de fontes de dispersão e da complexidade sobre a densidade e diversidade de organismos (Taniguchi *et al.*, 2003).

A despeito dos vários estudos relacionando diversidade e complexidade através da dimensão fractal em diversos ecossistemas (Farmer, 1983; Borda-de-Agua *et al.*, 2002; Alados, *et al.*, 2003; Alados, *et al.*, 2005), a identificação de padrões ainda não é possível, principalmente porque poucos estudos investigam tais relações em ecossistemas tropicais, onde a diversidade é, em geral, maior do que nos ecossistemas temperados. Adicionalmente, a distância de fontes de dispersão, um dos fatores que regulam a diversidade aquática, também é pouco compreendido e poucos estudos avaliaram esse aspecto utilizando pequenas escalas espaciais (p.ex., Arrington *et al.*, 2005). Porém, pelo menos para microinvertebrados, as macrófitas aquáticas podem representar fontes de dispersão de organismos para outras regiões em sistemas rio-planície de inundação (Bonecker *et al.*, 1998; Lansac-Tôha *et al.*, 2003). Assim, hipoteticamente locais mais próximos dos bancos de macrófitas devem suportar maior densidade e diversidade de invertebrados quando se trabalha com esses sistemas.

No presente trabalho, testou-se a hipótese de que a complexidade afeta positivamente, enquanto a distância da fonte de dispersão afeta negativamente a densidade e a diversidade de invertebrados em macrófitas submersas. Conhecendo os vários fatores que afetam a densidade e diversidade de organismos (p.ex., área superficial, identidade das macrófitas, tempo de colonização, complexidade e distância de uma fonte de dispersão), e que alguns são correlacionados (p.ex., complexidade e área superficial), optou-se por utilizar substratos artificiais como uma forma de reduzir esses efeitos de difícil controle quando se utilizam plantas naturais.

Método

Área de estudo:

O trabalho foi desenvolvido *in situ*, no Ressaco do Leopoldo (22°45'24"S; 53°16'7,98"W), que possui aproximadamente 1.000 m de comprimento, profundidade média de 3,1 m, 2.047 m de perímetro, 2,95 ha de área. Esse ambiente é conectado permanentemente através de um canal de 15 m de largura com o rio Paraná.

O experimento:

Para o desenvolvimento do experimento foram confeccionadas macrófitas submersas artificiais com o objetivo de reduzir efeitos de variáveis que não podem ser controladas com substratos naturais (identidade e idade da planta, área amostrada, rugosidade e composição química), pois essas variáveis dificultam a avaliação dos efeitos da complexidade *per se* (Thomaz *et al.*, 2008). Assim, a complexidade foi manipulada juntamente com a distância da fonte de dispersão (bancos de macrófitas).

As plantas foram confeccionadas com plástico tipo “pet” verde, cortado em tiras com tamanho de 15 x 3 cm. A dimensão fractal de cada tira foi manipulada através do número de cortes, perfazendo sete complexidades distintas, cuja dimensão fractal foi de 1,1, 1,2, 1,3, 1,4, 1,5, 1,6 e 1,7 (Fig. 1A), valores esses próximos aos de macrófitas naturais da região do alto rio Paraná (Thomaz *et al.*, 2008). Cinco tiras de igual complexidade foram agrupadas formando um “substrato artificial”, cada substrato com uma réplica. Os substratos artificiais foram fixados dois a dois em tijolos cerâmicos aleatoriamente, não permanecendo em um mesmo tijolo substratos de complexidade igual. Formaram-se bancos de substratos artificiais para cada distância da fonte de dispersão com sete tijolos (Fig. 1B). Três distâncias foram escolhidas: abaixo de um banco de macrófitas, 5 e 10 metros do mesmo banco, sendo os

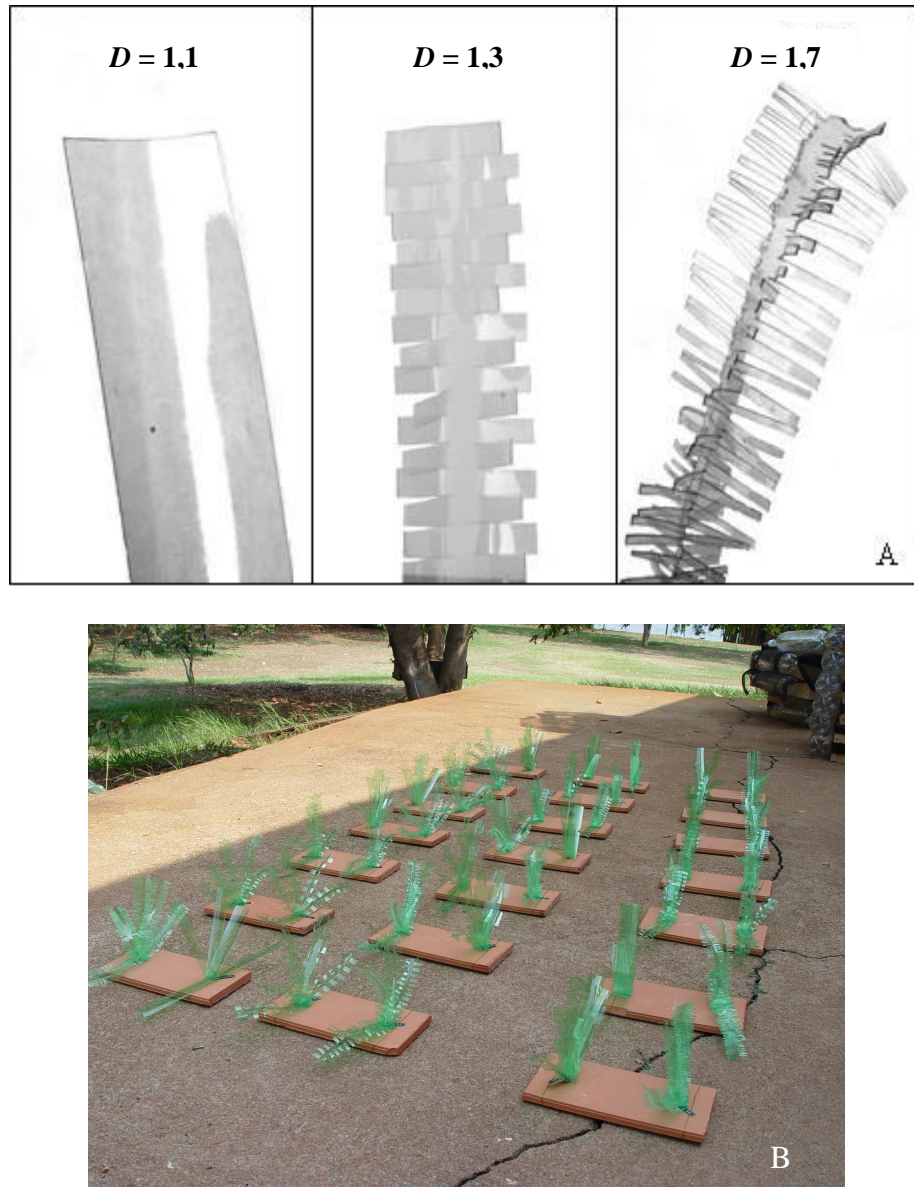


Figura 1 – Exemplo dos modelos de fractais (A) e bancos (B).

tratamentos chamados de 0 m, 5 m e 10 m, respectivamente, e em cada distância estavam presentes os sete níveis de complexidade (Fig. 2). O banco de macrófitas naturais considerado como fonte de dispersão era dominado por *Eichhornia azurea*, embora outras espécies de menor porte também tenham sido observadas (p.ex., *Salvinia* spp). *E. azurea* é a espécie dominante na planície do alto rio Paraná e a mesma é densamente colonizada por macroinvertebrados (Higuti *et al.*, 2007; Thomaz *et al.*, 2008). O tempo de incubação dos

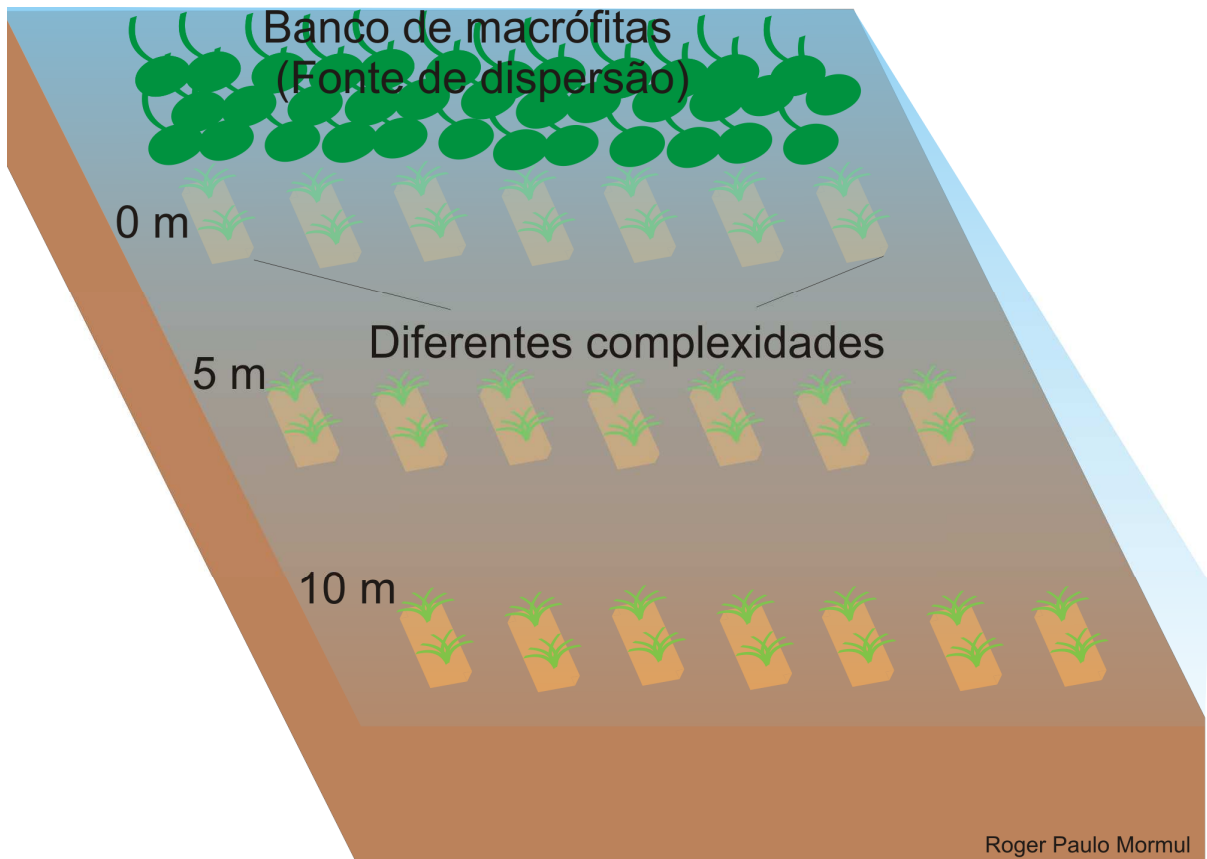


Figura 2 – Desenho ilustrativo do modelo experimental de incubação dos substratos artificiais.

substratos artificiais foi de 28 dias, pois outros trabalhos utilizaram período semelhante para colonização por invertebrados em experimentos (Taniguchi *et al.*, 2003).

No momento da incubação dos substratos artificiais foram mensuradas a 0m, 5m e 10m as seguintes variáveis físicas e químicas: temperatura e concentração de oxigênio dissolvido (YSYmeter - Yellow Springs, OH, U.S.A.), pH e condutividade (Digimed - São Paulo, Brasil), radiação fotossinteticamente ativa (LiCor Quanta-meter - Lincoln, NE, U.S.A.) expressa posteriormente como coeficiente de atenuação luminosa e alcalinidade total (método Gran; Carmouze, 1994).

Decorridos 28 dias, as variáveis físicas e químicas mencionadas foram mensuradas a 0 m, 5 m e 10 m, e as estruturas artificiais retiradas. Os substratos foram raspados para remoção

da comunidade biótica associada. O material raspado foi acondicionado em frascos de polietileno contendo álcool 70%, para posterior triagem, separação e contagem dos macroinvertebrados em microscópio estereoscópico. A identificação dos invertebrados seguiu critérios de identificação exigidos para cada grupo encontrado até o menor nível taxonômico possível (Trivinho-Strixino & Strixino, 1995; Peckarsky *et al.*, 1990; Pennak, 1991; Thorp & Covich, 1991; Brinkhurst & Marchese, 1991; Elmoor-Loureiro, 1997; Smirnov, 1974; Matsumura-Tundisi, 1986; Rocha, 1998; Reid, 1985; Souza *et al.*, 2007; Costa, *et al.*, 2004; Pés *et al.*, 2005; Simone, 2006; Santos, 2003; Ringuelet, 1968; Schlenz & Takeda, 1993).

Dimensão fractal:

Para o cálculo da dimensão fractal o mesmo procedimento de Thomaz *et al.* (2008) foi seguido. As macrófitas artificiais foram escaneadas e as imagens armazenadas em padrão preto e branco salvas no formato jpg usando o Adobe Photoshop 7.0 (San Diego, CA, U.S.A.). As imagens em jpg foram transferidas para o Microsoft PhotoEditor para transformar as bordas das tiras do substrato em estruturas de linhas, possibilitando o cálculo da dimensão fractal. As imagens foram transferidas ao programa Fractop (Jelinek, Cornforth & Weymouth, 2003), no qual se empregou o método de “*box counting*” (“*boundary grid method*” – Sugihara & May, 1990) para estimar a dimensão fractal (D). D é determinada estimando a inclinação da reta do $\log N(s)$ plotado contra o $\log(1/s)$, onde s representa a escala da análise e $N(s)$ o número de objetos observados nessa escala. A contagem é implementada utilizando uma grade regular de caixas (*boxes*) com dimensão s , superposta na imagem da planta. O número de “*boxes*” ocupados, $N(s)$, é contado. O processo é repetido aumentando a quantidade de “*boxes*” por multiplicação até o tamanho máximo suportado. A divisão dos espaços (s) pelo “*box counting*” foi de 2, 4, 6, 8, 12, 16, 32, 64, 128 e 256. Finalmente, o $\log N(s)$ é plotado como uma função de $\log(1/s)$, e a inclinação da reta no gráfico representa a dimensão fractal

(Halley *et al.*, 2004). Através desse método, é possível obter valores da dimensão fractal variando de 1 a 2. Quanto mais próximo de 2, maior a dimensão fractal que, teoricamente, pode aumentar ao infinito, mas se o valor for 1 ou 2 a complexidade é nula. Porém, isso não ocorre em objetos naturais, que possuem um limite inferior a partir do qual as estruturas não se repetem.

Análise dos dados:

A fim de verificar o efeito da complexidade e distância da fonte de dispersão sobre a densidade (ind/m^2) e diversidade de macroinvertebrados, aplicou-se análise de covariância (Ancova), utilizando-se o programa Statistica 7, considerando a distância da fonte de dispersão como covariável. A Ancova é uma combinação de análise de regressão e análise de variância, e pode ser usada quando a variável resposta (densidade e diversidade), além de ser afetada pelo tratamento pode ser afetada linearmente por outra variável (covariável; distância 0 m, 5 m, 10 m) (Dowdy & Wearden, 1985). Na análise de covariância, os dados de diversidade foram expressos com escores de rarefação, que representa riqueza de taxa, índice de Margalef, índice de Shannon e o índice Sq^* . A rarefação foi aplicada devido ao reconhecido efeito do tamanho amostral (nesse caso, número de organismos) sobre o número de taxa encontrado (Gaston, 1996; Gotelli & Colwell, 2001). O índice de Margalef ($= S/\log N$; onde S = número de espécies da amostra e N = número de indivíduos da amostra) foi empregado como uma forma alternativa de reduzir o efeito da densidade de organismos sobre o número de espécies. Por outro lado, a aplicação de algum índice que representa a equitabilidade é necessária, pois a mesma é um atributo importante da diversidade. Para tanto, o índices de Shannon, que atribui peso maior às espécies raras e o índice Sq^* , que pondera a raridade e dominância das espécies (Mendes *et al.*, 2008) foram aplicados. Esse último índice, recentemente proposto por Mendes *et al.* (2008), também é baseado na teoria da informação,

mas difere dos demais índices de diversidade por ser flutuante, isso é, atribuir pesos à raridade e dominância que são particulares para cada amostra (outros índices sempre atribuem pesos maiores para um ou outro atributo, não sendo, assim, flutuantes). A rarefação foi calculada no programa EcoSim versão 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2004), os índices de Margalef e Shannon no programa Microsoft Office Excel versão 2003, e o Sq^* no programa Matemática (Wolfram, 1991).

Após a análise com o total de invertebrados, os grupos mais abundantes foram analisados individualmente e as mesmas análises foram desenvolvidas, mas sem esses grupos. A repetição por grupos taxonômicos específico foi feita porque grupos muito abundantes podem, a despeito de influenciarem fortemente a análise global, exibir resultados diferenciados quando analisados separadamente devido a distintas estratégias de vida.

A não rejeição da hipótese central do trabalho implica em uma inclinação da reta oriunda da relação entre a variável resposta (densidade e diversidade) e a variável independente (complexidade) positiva e significativamente ($p < 0,05$) diferente de zero; a não rejeição também implica em substratos mais próximos da fonte de dispersão (covariável) com valores da densidade e diversidade de invertebrados significativamente maiores do que os mais distantes. Para tanto, o valor do coeficiente angular de cada reta foi considerado, tendo como indicativo de sua significância o teste t dos parâmetros da regressão fornecidos pela Ancova.

Resultados

Os resultados das variáveis abióticas obtidos na incubação e na retirada das macrófitas foram semelhantes (Tabela 1). Em geral, o oxigênio permaneceu com concentrações superiores a 3,0 mg/l, o pH foi levemente ácido a neutro e a temperatura manteve-se próximo

aos 25°C.

Em todos os substratos artificiais, foi registrado um total de 1850 indivíduos pertencentes a 79 taxa. Desses, identificou-se 31 espécies, 20 morfoespécies, 19 gêneros, sendo que 9 outros taxa foram identificados em nível supra-genérico (Anexo).

As significâncias da inclinação das retas obtidas com Análise de Covariância para densidade e diversidade do total de invertebrados, Oligochaeta e Chironomidae estão sumarizadas nas tabelas 2 e 3. Os grupos Oligochaeta e Chironomidae foram os mais abundantes e por isso, os mesmos foram analisados individualmente.

Quanto à densidade total de invertebrados, houve interação entre a variável independente complexidade e a covariável distância da fonte de dispersão, o que significa que o efeito da complexidade depende da distância da fonte de dispersão. Assim, os tratamentos 0 m e 5 m foram afetados pela complexidade, mas o tratamento 10 m não (Fig. 3A).

Tabela 1 – Dados abióticos da incubação e retirada dos substratos. Média \pm Desvio padrão.

	Incubação		Retirada	
	Média	\pm DP	Média	\pm DP
Temperatura (°C)	25,6	0,15	26,8	0,19
Oxigênio Dissolvido (mg/l)	3,59	0,62	4,7	0,78
pH	6,49	0,04	6,41	0,06
Condutividade (μ S/cm)	60,8	0,87	63,0	0,64
Radiação (k)	3,421	1,073	0,915	0,320
Alcalinidade	383,6	29,1	377,5	34,4

Tabela 2 – Significância da inclinação da reta para densidade total de invertebrados, Oligochaeta e Chironomidae analisados separadamente (+ = significativo; - = não significativo).

	Total de Invertebrados	Oligochaeta	Chironomidae
Interação	+	+	-
Complexidade	+	+	+
Distância	+	+	+
0 m	+	+	+
5 m	+	+	-
10 m	-	+	-

Tabela 3 – Significância da inclinação da reta para diversidade de invertebrados, Oligochaeta e Chironomidae analisados separadamente (+ = significativo; - = não significativo; n = não calculado).

	Riqueza de Taxa	índice de Margalef	índice de Shannon	índice Sq*
Total de Invertebrados				
Interação	-	-	-	-
Complexidade	+	+	+	+
Distância	+	+	+	+
0 m	+	+	+	+
5 m	-	-	+	+
10 m	+	+	+	+
Oligochaeta				
Interação	n	+	+	-
Complexidade	n	+	+	+
Distância	n	+	+	+
0 m	n	-	-	+
5 m	n	+	+	+
10 m	n	+	+	+
Chironomidae				
Interação	n	-	-	-
Complexidade	n	-	-	-
Distância	n	-	-	-
0 m	n	-	-	-
5 m	n	-	-	-
10 m	n	-	-	-

Considerando os grupos analisados individualmente, Oligochaeta seguiu o mesmo padrão do total de invertebrados, porém todos os seus tratamentos foram significativos (Fig. 3B). Chironomidae não apresentou interação significativa, o que indica efeito independente da complexidade e distância da fonte de dispersão para esse grupo (Fig. 3C). Dessa forma, a complexidade e a distância da fonte de dispersão foram significativos, sendo que apenas o tratamento 0 m foi afetado pela complexidade.

Em geral, para a diversidade de invertebrados a interação entre complexidade e distância da fonte dispersão não foi significativa, independente do índice utilizado. Todos os índices sofreram efeito da complexidade e da distância da fonte, indicando que o efeito da complexidade é independente da distância da fonte de dispersão. A riqueza de taxa (Fig. 4A) e o índice de Margalef (Fig. 4B) foram afetados pela complexidade nos tratamentos 0 m e 10 m.

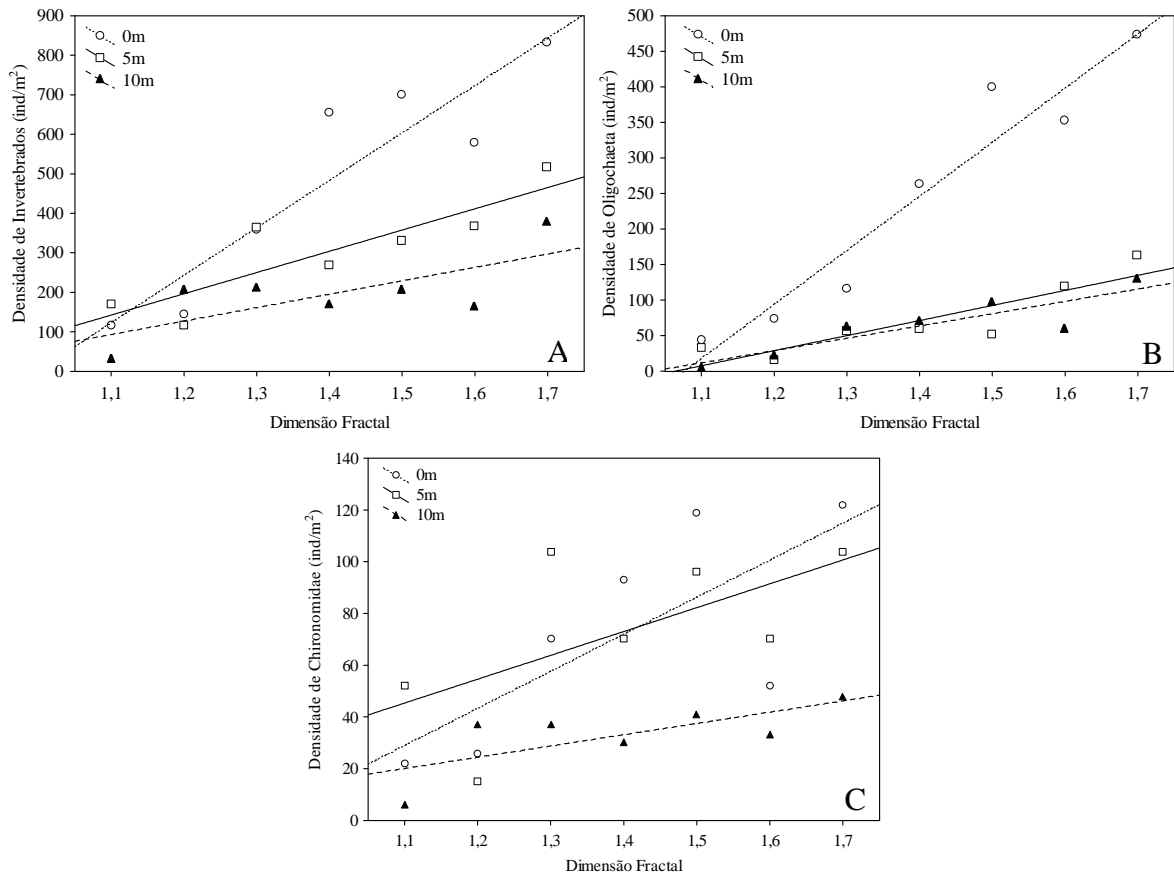


Figura 3 – Relação entre a densidade de invertebrados totais (A), Oligochaeta (B) e Chironomidae (C) para as diferentes complexidades e distâncias da fonte de dispersão.

Porém, para o índice de Shannon (Fig. 4C) e Sq^* (Fig. 4D) todos os tratamentos foram afetados de forma significativa.

Considerando-se os principais grupos individualmente, não foi possível o cálculo da rarefação devido ao pequeno número de organismos nas amostras com menor complexidade. A análise de covariância aplicada ao índice de Margalef e Shannon para Oligochaeta revelou interação significativa entre a complexidade e a distância da fonte de dispersão. O índice Sq^* não foi afetado pela interação, mas a complexidade e distância da fonte de dispersão tiveram efeitos significativos e independentes. Os tratamentos 5 m e 10 m foram afetados significativamente para o índice de Margalef (Fig. 5A) e Shannon (Fig. 5B). Para o índice Sq^* , todos os tratamentos foram significativos (Fig. 5C).

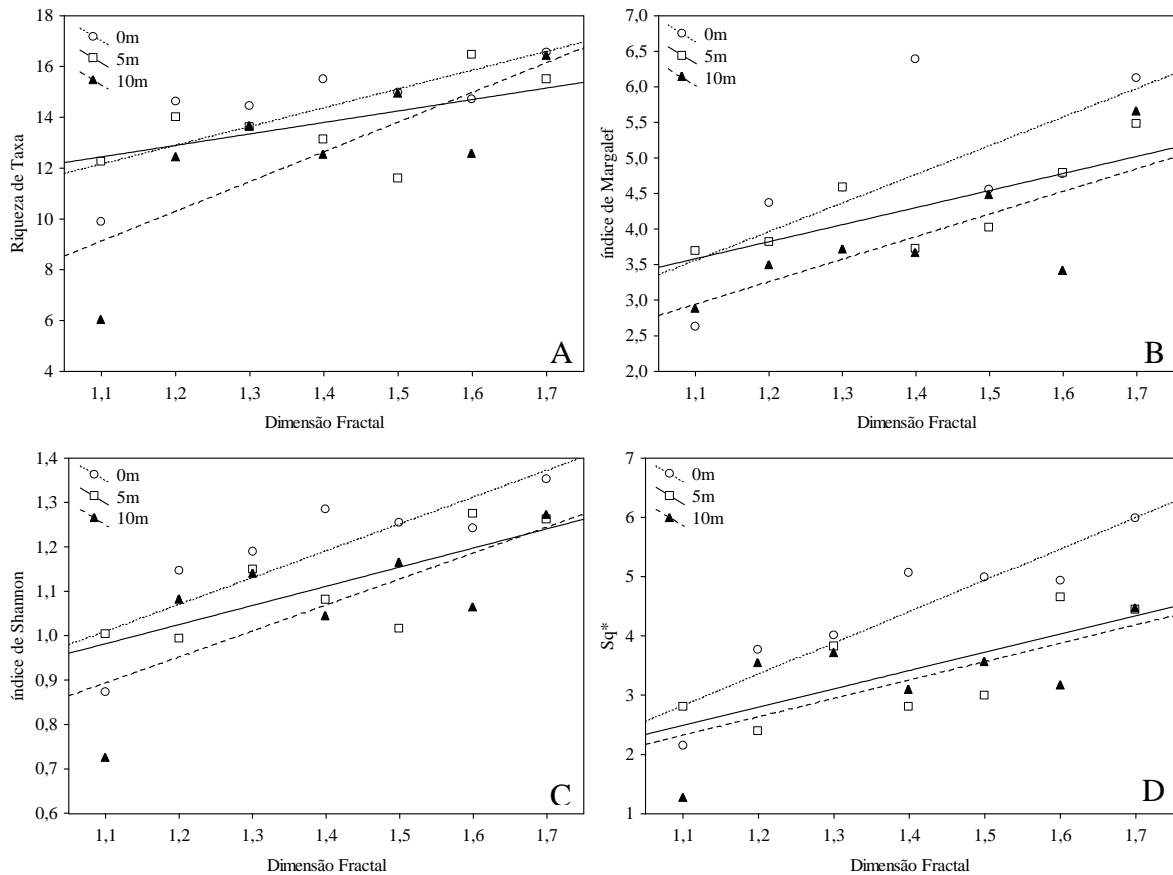


Figura 4 – Relação entre a diversidade do Total de Invertebrados controlada por rarefação (A), índice de Margalef (B), índice de Shannon (C) e Sq^* (D), para as diferentes complexidades e distâncias da fonte de dispersão.

Os Chironomidae apresentaram resposta distinta daquela observada para os Oligochaeta, pois a diversidade desse grupo não foi afetada significativamente pela complexidade ou mesmo pela distância da fonte de dispersão, independentemente do índice utilizado (Fig. 6).

A remoção dos grupos mais abundantes possibilitou observar que, tanto Oligochaeta quanto Chironomidae, apesar de abundantes, não afetaram as tendências gerais dos dados de invertebrados totais. Sendo assim, a análise dos invertebrados totais com remoção dos grupos abundantes não foi apresentada nesse conjunto de dados.

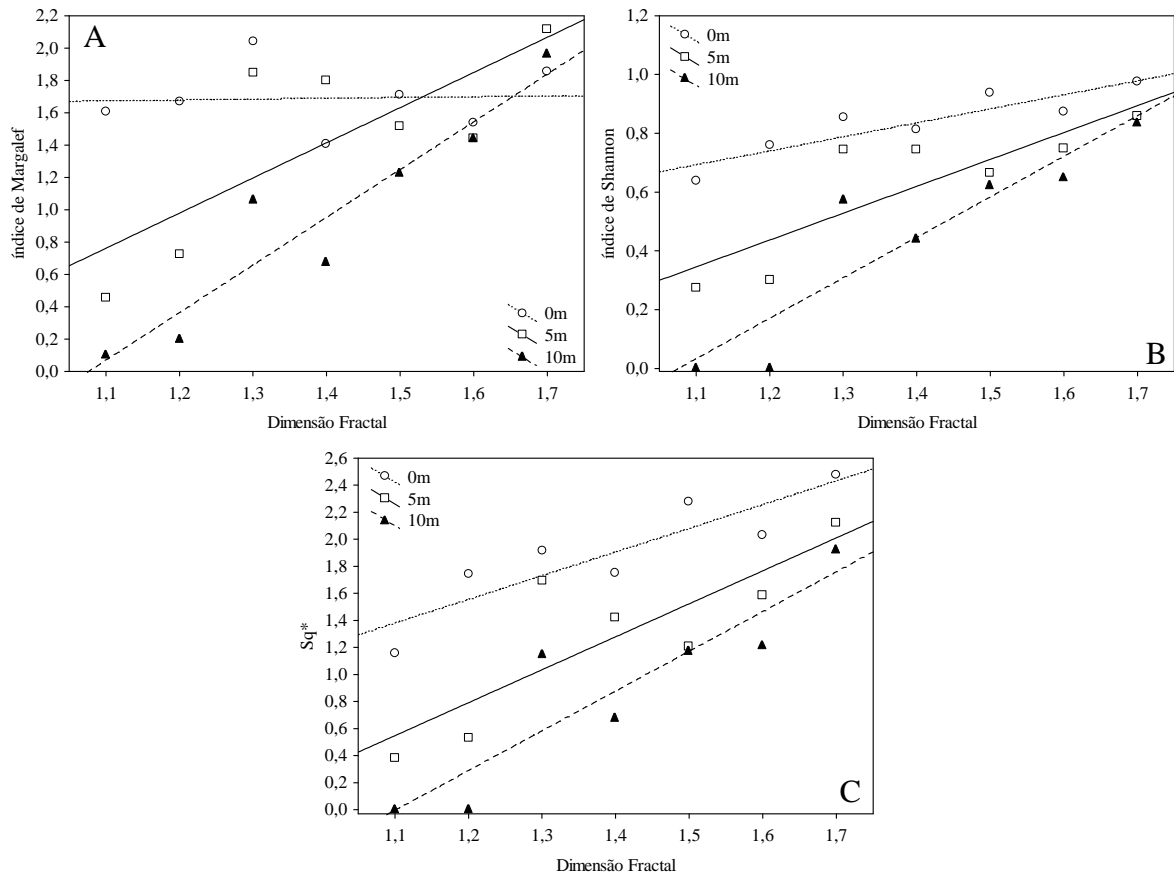


Figura 5 – Relação entre a diversidade de espécies de Oligochaeta com índice de Margalef (A), índice de Shannon (B) e Sq^* (C), para as diferentes complexidades e distâncias da fonte de dispersão.

Discussão

Em geral, a densidade e a diversidade dos invertebrados foram afetadas pela complexidade e distância da fonte de dispersão, uma vez que ambas variáveis aumentaram de forma significativa com a elevação da complexidade dos substratos e com a redução da distância da fonte de dispersão, representada pela presença de um banco de macrófitas aquáticas. Porém, o resultado de maior interesse é a interação entre esses dois fatores, detectada para a densidade de invertebrados totais e Oligochaeta, assim como para os índices de diversidade de Oligochaeta.

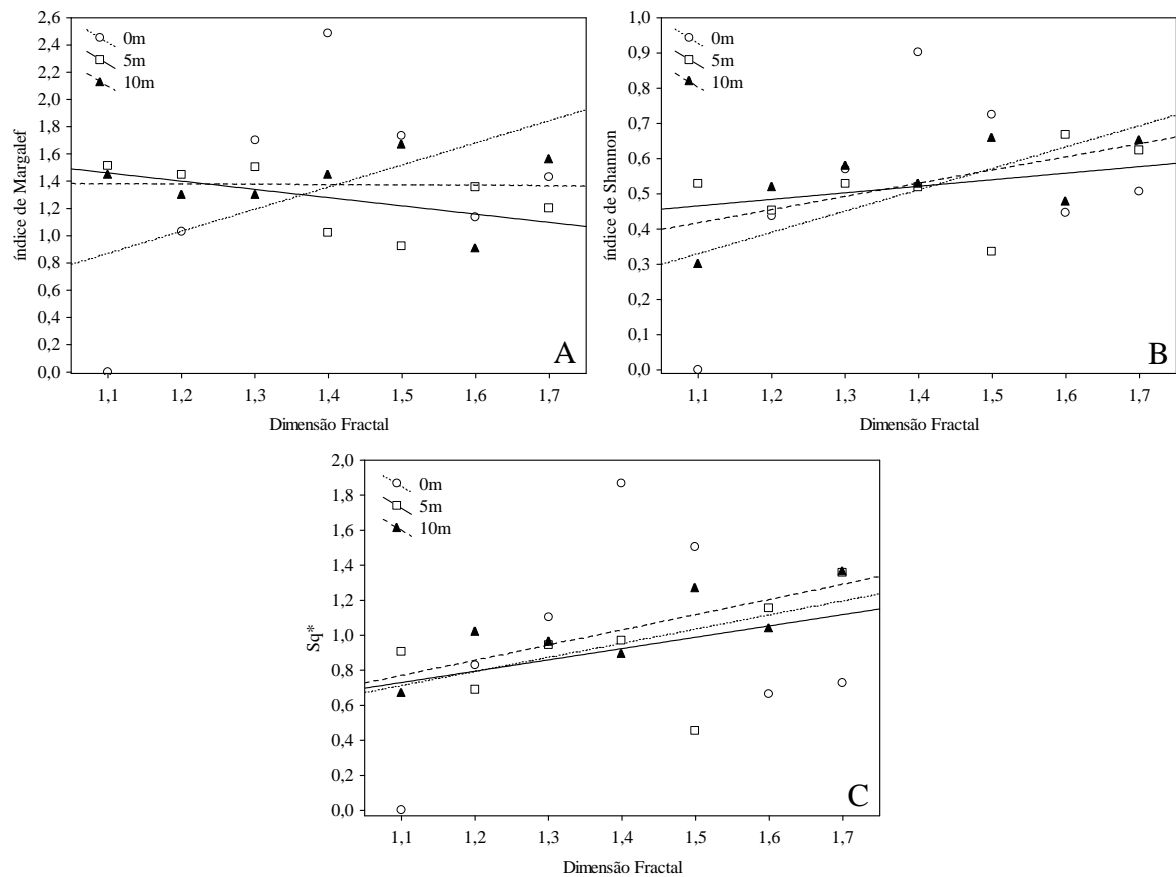


Figura 6 – Relação entre a diversidade de morfoespécies de Chironomidae com índice de Margelef (A), índice de Shannon (B) e Sq^* (C), para as diferentes complexidades e distâncias da fonte de dispersão.

Assim, esses resultados indicam claramente que tanto a complexidade de habitats como a distância de uma fonte de dispersão são importantes determinantes da densidade e diversidade de invertebrados associados às macrófitas e que em alguns casos, ambos atuam de forma dependente. Esses resultados ganham credibilidade devido ao uso de substratos artificiais, que permite o controle de importantes fatores que afetam a diversidade de invertebrados associados às macrófitas submersas, tais como área superficial, tempo de colonização, qualidade e rugosidade do substrato (Kostylev, 1996; Johnson *et al.*, 2003; Kostylev, 2005; Thomaz *et al.*, 2008).

No presente trabalho, a complexidade *per se* afetou a densidade de invertebrados, mas diferentemente em cada distância da fonte de dispersão (aqui representada pelo banco de

macrófitas), pois a complexidade apresentou efeitos significativos apenas nos tratamentos 5m e 10m. A densidade de *Oligochaeta* também apresentou essa relação, porém o efeito da complexidade foi significativo para todas as distâncias, diferentemente do que ocorreu com a densidade de *Chironomidae*, para os quais apenas o tratamento mais próximo do banco foi afetado significativamente pela dimensão fractal (complexidade). Há décadas, Preston (1962), MacArthur & Wilson (1963, 1967) e Simberloff (1974) revolucionaram a biogeografia sugerindo que a biota de ilhas vive em equilíbrio entre a imigração de novas espécies e a extinção de espécies presentes nas ilhas, e apontam a importância da distância de uma fonte de dispersão para a colonização. Embora o presente trabalho tenha sido executado em escalas espaciais pequenas (poucos metros, comparativamente às dezenas ou centenas de quilômetros nos estudos envolvendo ilhas), os resultados obtidos sugerem que a distância da fonte de dispersão deve ser considerada nos estudos ecológicos de complexidade pelo menos em sistemas rio-planície de inundação.

Vários autores têm registrado efeitos positivos e significativos da complexidade de habitats sobre a densidade e diversidade de invertebrados (p.ex., Jeffries, 1993; Taniguchi *et al.*, 2003; Taniguchi & Tokeshi, 2004), inclusive em habitats aquáticos da própria planície de inundação do alto rio Paraná (Higuti *et al.*, 2007; Thomaz *et al.*, 2008). No entanto, a maioria dos estudos não corrige os resultados da riqueza de espécies para o esforço amostral nem para a densidade, o que pode levar a conclusões enviesadas sobre os efeitos de fatores independentes sobre esse atributo (Gotelli & Cowell, 2001). Em geral, os resultados da diversidade de invertebrados expressa pela rarefação e pelo índice de Margalef (que corrigem esse atributo para a densidade), assim, como os índices de Shannon e Sq^* , foram afetados de forma significativa pela dimensão fractal, uma medida da complexidade do habitat.

Quando são considerados individualmente os grupos mais abundantes considerando a densidade, a diversidade de *Oligochaeta*, o grupo mais abundante em raízes de macrófitas

(Takeda *et al.*, 2003), respondeu às alterações de complexidade e distância da fonte de dispersão com interação significativa entre esses dois fatores. Entretanto, o tratamento mais próximo do banco não foi afetado significativamente pela complexidade, considerando os índices de Margalef e Shannon. Esses resultados indicam que, quando o substrato está muito próximo de uma fonte de dispersão, o aumento da diversidade de espécies ocorre de forma independente da complexidade. Uma possível explicação é que em função de ocorrer maiores taxas de imigração a partir dessa fonte, os substratos mantêm elevado número de espécies independentemente de sua complexidade, enquanto em locais mais distantes, as extinções são mais aceleradas em substratos menos complexos, contribuindo para a redução da diversidade nesses últimos. Em última análise, essa dinâmica provocaria ausência de relação entre diversidade e complexidade nos locais com elevada imigração e sua presença em locais mais distantes. Porém, o índice Sq^* revelou que a interação entre complexidade e distância da fonte de dispersão não é significativa, e que em verdade essas variáveis covariam, sendo que as mesmas afetaram os três tratamentos. O que pode explicar o fato do tratamento mais próximo do banco ter sido significativo para o índice Sq^* é a ocorrência de duas espécies com baixa densidade registradas apenas nesse tratamento, uma vez que o índice pondera de forma mais acentuada a raridade das espécies presentes nas amostras (Mendes *et al.*, 2008).

Por outro lado, o grupo Chironomidae não foi afetado por nenhuma dessas variáveis, independente do índice utilizado para demonstrar a diversidade. A ausência de efeito da distância da fonte de dispersão pode ser atribuída à preferência dos habitats dos Chironomidae registrados nas amostras. Dentre os 21 taxa encontrados, cinco ocorrem comumente associadas às macrófitas e foram exclusivas do tratamento 0 m, enquanto quatro são bentônicos (A. M. Takeda, comunicação pessoal) e ocorreram no tratamento 10 m. Muitos dos taxa presentes no tratamento 5 m foram comuns aos demais tratamentos. Assim, a presença de fontes de dispersão tanto nas macrófitas como no próprio sedimento, confunde os

efeitos da distância no processo de colonização dos substratos artificiais por esse grupo.

Assim, a despeito de não diferir quanto à diversidade de espécies, a composição diferiu entre os tratamentos.

A causa do efeito da complexidade não ser significativo pode ser explicada pelo ciclo multivoltino dessas morfoespécies, que podem depositar os ovos várias vezes ao ano. Os ovos são dispersos pelos adultos aleatoriamente e, após a eclosão, os indivíduos se estabelecem em locais que atendam as suas necessidades como abrigo, alimentação e oxigênio dissolvido, e esses substratos localizados logo abaixo do banco de macrófitas, independentemente da complexidade, podem ter sido um fator atrativo para as larvas não bentônicas. Provavelmente, também para esse grupo, a chegada constante de indivíduos jovens em todos os tipos de substrato e nas diferentes distâncias dos bancos de macrófitas favoreça a manutenção dos valores de diversidade, levando, conseqüentemente, à ausência de correlação entre os atributos que expressa essa variável e a complexidade de habitats.

Os fatores que afetam a diversidade são muitos e difíceis de serem compreendidos conjuntamente, mas análises contemplares de mecanismos simples e de forma isolada, como o emprego de métodos reducionistas (experimentais), auxilia na explicação do todo quando revela processos biológicos fundamentais (Brown *et al.*, 2002). A importância das macrófitas para a estruturação de ecossistemas aquáticos é demonstrada em diversos trabalhos (Dvorak e Best, 1982; Carpenter e Lodge, 1986; Agostinho *et al.*, 2002; McAbendroth *et al.*, 2005; Cronin *et al.*, 2006; Thomaz *et al.*, 2008), e os resultados aqui obtidos experimentalmente corroboram essa importância. Uma das prováveis causas para o aumento da densidade e diversidade de invertebrados com a complexidade é o aumento da disponibilidade de alimento (basicamente algas e detritos) em habitats com maior complexidade, tendo em vista que este é um importante determinante da estrutura de comunidades associadas a plantas aquáticas (Taniguchi & Tokeshi, 2004; Da Rocha *et al.*, 2006). Outro mecanismo dessa relação é o

aumento de refúgio em habitats mais complexos, nos quais os invertebrados ficam mais protegidos contra a atividade de predadores (Burks, Jeppesen & Lodge, 2001a; Rennie & Jackson, 2005).

Além de demonstrar a importância da estruturação espacial fornecida por macrófitas, proporcionada pela complexidade estrutural, ficou evidente que esses vegetais são fundamentais como fonte de dispersão, auxiliando na manutenção da diversidade aquática. Esse fato já havia sido registrado nas lagoas do alto rio Paraná para microcrustáceos (Bonecker *et al.*, 1998; Lansac-Tôha *et al.*, 2003). Com a elevação dos níveis de água e aumento da correnteza, os habitats de planícies de inundação tornam-se mais conectados, aumentando a troca de fauna entre eles (Thomaz *et al.*, 2007). Assim, espera-se que nos períodos de águas altas os eventos de dispersão facilitem o aumento e manutenção da diversidade em habitats que começam a ser colonizados pela fauna de invertebrados, como por exemplo, macrófitas aquáticas jovens ou estruturas recém inundadas.

Em suma, ambas as variáveis (complexidade e distância) afetaram a densidade e diversidade de macroinvertebrados associados às macrófitas artificiais. De interesse especial é o fato de que essas variáveis aparentemente independentes interagem em algumas circunstâncias. Em adição, seus efeitos sobre a densidade e diversidade podem variar entre diferentes grupos de macroinvertebrados. A preferência de habitat e as estratégias de reprodução são importantes na determinação das diferenças entre grupos de invertebrados. Os efeitos da complexidade e da distância de uma fonte dispersão revelados em pequenas escalas espaciais (complexidade em centímetros quadrados – nível de folhas, distância em metros), podem se propagar para escalas maiores, uma vez que o aumento da diversidade alfa pode elevar a diversidade beta e, conseqüentemente, também a gama. Contudo, experimentos futuros com plantas naturais devem ser desenvolvidos. O enfoque em outros grupos de organismos também é importante para ampliar a compreensão dos mecanismos que levam a

complexidade e a distância de fontes de dispersão, a afetar a densidade e diversidade de invertebrados nesses habitats aquáticos tropicais.

Referências

- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Baltar, L.S.M.A. & Gomes L.C. (2002) Influence of aquatic macrophytes on fish assemblages structure of the upper Paraná River floodplain (Brazil). In: Thomaz S.M., Bini L.M., Pagioro T.A., Murphy K.J., Santos, A.M. & Souza D.C. (2004) Aquatic Macrophytes: Diversity, Biomass & Decomposition. *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical aspects. Ecology and Conservation*. pp.331-352.
- Alados C.L., Pueyo Y., Giner M.L., Navarro T., Escos J., Barroso F., Cabezudo B. & Emlen J.M. (2003) Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological Modelling*, **63**, 1-17.
- Alados C.L., Pueyo Y., Navas D., Cabezudo B., Gonzalez A. & Freeman D.C. (2005) Fractal analysis of plant spatial patterns: a monitoring tool for vegetation transition shifts. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 1453-1468.
- Arrington D.A., Winemiller K.O. & Layman C.A. (2005) Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, **144**, 157-167.
- Bell S.S., McCoy E.D. & Mushinsky H.R. (1991) *Habitat structure: the Physical Arrangement of Objects in streams*. Chapman e Hall, London.
- Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A. & Rossa D.C. (1998) Planktonic and non-planktonic rotifers in two environments of the Upper Paraná River flooplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, **41**, 447-456.

- Borda-de-Agua L., Hubbell S.P. & McAllister M. (2002) Species-area curves, diversity indices, and species abundant distributions: a multifractal analysis. *American Naturalist*, **159**, 138-155.
- Brinkhurst R.O. & Marchese M.R. (1991) *Guia para la identificacion de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centro America*. Santo Tomé: Asociacion de Ciencias Naturales del Litoral. 207p.
- Brooks D.R. & Wiley E.O. (1988) *Evolution as entropy. Series: (SCF) Science and Its Conceptual Foundations series*. 2d edition. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Brown J.H., Gupta V.K., Li B.L., Milne B.T., Restrepo C. & West G.B. (2002) The fractal nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **357**, 619-626.
- Burks R.L. Jeppesen E. & Lodge D.M. (2001) Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography*, **46**, 230–237.
- Carmouze J.P. (1994) *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. Editora Edgard Blucher/FAPESP, Sao Paulo, 254p.
- Carpenter S.R. & Lodge D.M. (1986) Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, **26**, 347-370
- Cohen W.B., Spies T.A. & Bradshaw G.A. (1990) Semivariograms of digital imagery for analysis of conifer canopy structure. *Remote Sensing Environments*, **34**, 167-178.
- Cooper S.D., Barmuta L., Sarnelle O., Kratz K. & Diehl S. (1997) Quantifying spatial heterogeneity in streams. *J. N. AM. Benthol. Soc.*, **16**(1), 174-188.
- Costa J.M., Souza L.O.I de & Oldrini B.B. (2004) *Chave para identificação das famílias e gêneros das larvas de Odonata do Brasil: comentários e registros bibliográficos (Insecta, Odonata)*. Museu Nacional, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

- Cronin G., Lewis Jr. W.M. & Schiehser M.A. (2006) Influence of freshwater macrophytes on the littoral ecosystem structure and function of a young Colorado reservoir. *Aquatic Botany*, **85**, 37-43.
- Da Rocha C.M.C., Venekey V., Bezerra T.N.C. & Souza J.R.B. (2006) Phytoplankton marine nematode assemblages and their relation with the macrophytes structural complexity in a Brazilian tropical rocky beach. *Hydrobiologia*, **553**, 219–230.
- Dannowski M. & Block A. (2005) Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities. *Plant and Soil*, **272**, 61-76.
- Delariva R.L., Agostinho A.A., Nakatani K. & Baumgartner G. (1994) Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná River floodplain. *Revista UNIMAR*, **16**(3), 41-60.
- Dibble E.D., Thomaz S.M. & Padial A.A. (2006) Spatial Complexity Measured at a Multi-Scale in Three Aquatic Plant Species. *Journal of Freshwater Ecology*, **21**, 239-247.
- Dionne M. & Folt C. (1991) An experimental analysis of macrophytes growth forms as fish foraging habitat. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**, 123-131.
- Dowdy S. & Wearden S. (1985) *Statistics for research*. 2nd ed. West Virginia University.
- Dvorak J. & Best E.P.H. (1982) Macroinvertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia*, **95**, 115-126.
- Elmoor-Loureiro M.L.A. (1997) *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Brasília: Editora Universa.
- Engelhardt K.A.M. & Ritchie M.E. (2002) The Effect of Aquatic Plant Species Richness on Wetland Ecosystem Processes. *Ecology*, **83** (10), 2911-2924.
- Farmer D., Ott E. & Yorke J.A. (1983) The dimension of chaotic attractors. *Physica D*, **7**, 153-180.

- Frost N.J., Burrows M.T., Johnson M.P., Hanley M.E. & Hawkins S. (2005) Measuring surface complexity in ecological studies. *Limnology and Oceanography: Methods*, **3**, 203-210.
- Gaston K.J. (1996) *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science. p.77-113.
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.
- Gotelli N.J. & Entsminger G.L. (2004) *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465.
<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>
- Halley J.M., Hartley S., Kallimanis A.S., Kunin W.E., Lennon J.J. & Sgardelis S.P. (2004) Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters*, **7**, 254-271.
- Higuti J., Velho L.F.M., Lansac-Tôha F.A. & Martens K. (2007) Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: the example of ostracods in the Parana River floodplain, Brazil. *Freshwater Biology*, **52**(10), 1930-1943.
- Jeffries M. (1993) Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos*, **67**(1), 142-148.
- Jelinek H. Cornforth D. & Weymouth L. (2003) *FracTop v.0.3b*.
www.csu.edu.au/faculty/sciagr/eis/fractop
- Johnson M.P., Frost N.J., Mosley M.W.J., Roberts M.F. & Hawkins S.J. (2003) The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecology Letters*, **6**, 126-132.
- Kelagher B.P. (2003) Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia*, **135**, 431-441.

- Kostylev V. (1996) Spatial heterogeneity and habitat complexity affecting marine littoral fauna. *Ph.D. Thesis, Göteborg University, Sweden.*
- Kostylev V.E., Erlandsson J., Ming M.Y. & Williams G.A. (2005) The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: Fractal application on rocky shores. *Ecological Complexity*, **2**, 272-286.
- Lansac-Tôha F.A., Bonecker C.C. & Machado-Velho L.F. (2003) Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplancônica. In: Thomaz S.M. & Bini L.M. *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*, EDUEM: 231-242.
- Li B.L. (2000) Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. *Ecological Modelling*, **132**, 33-50.
- Loehle C., Li B.L. & Sundell R.C. (1996) Forest spread and phase transitions at forest a forerst-prairie ecotones in Kansas, U.S.A. *Landscape Ecology*, **11**, 225-235.
- Loreau M., Naeem S. & Inchausti P. (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford University Press, USA. 294p.
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W. (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology*, **42**(3), 594-598.
- MacArthur R.H. & Wilson E. O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373-87.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Marsden S.J., Fielding A.H., Mead Claire & Hussin M.Z. (2002) A technique for measuring the density and complexity of understorey vegetation in tropical forests. *Forest Ecology and Management*, **165**, 117-123.
- Matsumura-Tundisi T. (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, **46**(3), 527-553.

- McAbendroth L., Ramsay P.M., Foggo A., Rundle S.D. & Bilton D.T. (2005) Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, **111**, 279-290.
- Melo S.M., Takeda A.M. & Monkolski A. (2002) Seasonal dynamics of *Callibaetis willineri* (Ephemeroptera, Baetidae) associated with *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) in Guaraná lake of the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia*, **470**, 57-62.
- Mendes R.S., Evangelista L.R., Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Gomes L.C. (2008) A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, doi: 10.1111/j.2008.0906-7590.05469.x
- Neigel J.E. (2003) Species-Area relationships and marine conservation. *Ecological Applications* **13**(1) supplement, 138-145.
- O'Connor N.A. (1991) The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonizing wood substrates in a lowland stream. *Oecologia*, **85**, 504-512.
- O'Connor N.A. (1992) Quantification of submerged wood in a lowland Australian stream. *Freshwater Biology*, **27**, 387-395.
- Peckarsky B.L., Fraissinet P.R., Penton M.A. & Conklin Jr. Don J. (1990) *Freshwater Macroinvertebrates of Northeastern North America*. Cornell University.
- Pelicice F.M., Agostinho A.A. & Thomaz S.M. (2005) Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, **27**, 9-16.
- Pennak R.W. (1991) *Fresh-Water Invertebrates of the United States - Protozoa to Mollusca*. 3^a ed. Wiley-Interscience Publication.
- Pés A.M.O., Hamada N & Nessimian J.L. (2005) Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **49**(2), 181-204.

- Preston F. W. (1962) The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* **43**, 185-215.
- Raizer J. & Amaral M.E.C. (2001) Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages. *J. Arachnology*, **29**, 227-237.
- Reid J. W. (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm. Zool.*, **9**, 17-143.
- Rennie M.D. & Jackson L.J. (2005) The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 2088–2099.
- Ricklefs R.E. & Lovette I.J. (1999) The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of our Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1142–1160.
- Ringuelet R.A. (1968) Llave o clave para el reconocimiento de las sanguijuelas conocidas de la República Argentina (Hirudínea) y apuntamientos sobre la hirudofauna neotropical y transicional mexicana. *Physis XXVII*, **75**, 367-390.
- Ritchie M.E. & Olff H. (1999) Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, **400**, 557-560.
- Rocha C.E.F. (1998) New Morphological Characters Useful for the Taxonomy of the Genus *Microcyclops* (Copepoda, Cylopoida). *Journal of Marine Systems*, **15**: 425-431.
- Rolon A. S., Lacerda T., Maltchik L. & Guadagnin D. L. (2008) Influence of area, habitat and water chemistry on richness and composition of macrophyte assemblages in southern Brazilian wetlands. *Journal of Vegetation Science*, **19**(2), 221-228.
- Santos S. B. (2003) Estado atual do conhecimento dos ancilídeos na América do Sul

- (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora). *Rev. Biol. Trop.*, **51**(Supl. 3), 191-224.
- Scealy J.A., Mika S.J. & Boulton J. (2007) Aquatic macroinvertebrate communities on wood in an Australian lowland river: experimental assessment of the interactions of habitat, substrate complexity and retained organic matter. *Marine and Freshwater Research*, **58**, 153-165.
- Scheffer M., Archterberg A.A. & Beltman B. (1984) Distribution of macro-invertebrate in a ditch in relation to the vegetation. *Freshwater Biology*, **14**, 367-370.
- Schlenz E. & Takeda A.M. (1993) Ocorrência de hirudínea (Rhynchobdelliformes, Glossiphoniidae) na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. *Unimar*, **15**(supl), 53-63.
- Simberloff D.S. (1974) Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 161-182.
- Simone L.R.L. (2006) *Land and Freshwater Molluscs of Brazil*. Fapesp, São Paulo – SP.
- Smirnov N. N. (1974) *Chydoridae of the world*. Fauna of the USSR (English translation of 1971). Jerusalem.
- Smith H.G. Bobrov A. & Lara E. (2008) Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 329–343.
- Souza L.O.I., Costa J. M. & Oldrini B. B. 2007. *Odonata*. In: Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo. Froehlich, C.G. (org.). Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online
- Sugihara G. & May R.M. (1990) Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **5**, 79-86.
- Takeda A.M., Souza-Franco G.M., Melo S.M. & Monkolski A. (2003) Invertebrados associados à macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil) In:

- Thomaz S.M. & Bini L.M. (2003) *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*, EDUEM: 231-242.
- Taniguchi H., Nakano S. & Tokeshi M. (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, **48**, 718-728.
- Taniguchi H. & Tokeshi M. (2004) Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology*, **49**, 1164-1178.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Thomaz S.M., Dibble E.D., Evangelista L.R., Higuti J. & Bini L.M. (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, **53**, 358–367.
- Thorp J.H. & Covich A.P. (1991) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, Inc.
- Trivinho-Strixino S. & Strixino G. (1995) *Larvas de Chironomidae (Díptera) do Estado de São Paulo – Guia de Identificação e Diagnose dos Gêneros*. Universidade Federal de São Carlos. São Paulo – SP.
- Wolfram S. (1991). *Mathematica: a system for doing mathematics by computer*. Addison Wesley.

Anexo – Lista dos taxa encontrados nos substratos artificiais (0 m = abaixo do banco; 5 m = cinco metros do banco; 10 m = dez metros do banco)

Taxa	Fractal							Distâncias		
	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	0 m	5 m	10 m
Hydra	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Nematoda						x			x	
Mollusca										
<i>Hebetancylus moricandi</i> d'Orbigny, 1837	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Physa</i> sp.		x				x		x		x
<i>Planorbis</i> sp.		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lymnoperla fortunei</i> Dunker, 1857				x						x
Oligochaeta										
<i>Aulodrilus pigueti</i> Kowalewski, 1914							x	x		
<i>Bratislavia unidentata</i> Harman, 1973			x		x	x	x	x	x	x
<i>Chaetogaster diastrophus</i> Gruithuisen, 1828	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Dero (Dero) digitata</i> Mueller, 1773			x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Dero (Dero) sawayai</i> Marcus, 1943	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Dero</i> sp.				x	x	x	x	x	x	x
<i>Nais communis</i> Pignet, 1906	x	x	x			x	x	x	x	
<i>Opistocysta funiculus</i> Cordero, 1948			x						x	
<i>Pristina aequisetata</i> Bourne, 1891	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pristina leidy</i> Smith, 1896	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pristina macrochaeta</i> Stephenson, 1931	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pristina proboscidea</i> Beddard, 1896		x						x		
<i>Slavina evelinae</i> Marcus, 1942	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephensoniana trivandrana</i> Aiyer, 1926	x		x		x	x	x	x	x	x
Hirudinea										
<i>Helobdella</i> sp.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Acari										
<i>Hydrozetes</i> sp.	x			x	x		x	x	x	x
<i>Koenikea</i> sp.		x		x			x	x	x	x
<i>Limnesia</i> sp.						x		x		
<i>Neumania</i> sp.				x					x	
<i>Piona</i> sp.							x			x
<i>Unionicola</i> sp.				x			x	x		x
Crustacea										
<i>Alona</i> sp.	x								x	
<i>Candonopsis brasiliensis</i> Sars, 1901		x			x					x
<i>Chydorus</i> sp.	x								x	
<i>Cytheridella ilosvayi</i> Daday, 1905		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Daphnia gessneri</i> Herbst, 1967							x		x	
<i>Ectocyclops</i> sp.						x			x	
<i>Euryalona orientalis</i> Daday, 1898					x	x			x	x

Anexo – Continuação...

Taxa	Fractal							Distâncias		
	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	0 m	5 m	10 m
Crustacea										
<i>Ilyocryptus sordidus</i> Lievin, 1848		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ilyocryptus</i> sp.			x			x		x	x	
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Macrothrix laticornis</i> Jurine, 1820	x								x	
<i>Macrothrix</i> sp.		x						x		
<i>Macrothrix spinosa</i> King, 1953						x	x	x		
<i>Macrothrix superaculeata</i> Smirnov, 1982		x					x	x		
<i>Mesocyclops ogunnus</i> Onabamiro, 1957		x						x		
<i>Mesocyclops aspericornis</i> Daday, 1906					x		x			x
<i>Mesocyclops</i> sp.			x				x	x	x	
<i>Microcyclops anceps</i> Richard, 1897		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Microcyclops</i> sp.		x						x		
<i>Notodiptomus amazonicus</i> Wright, 1935					x				x	
<i>Paracyclops fimbriatus</i> Fischer, 1853		x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Stenocypris major</i> Baird, 1859			x						x	
Harpacticoida		x		x		x		x		x
Ephemeroptera		x				x	x	x	x	x
Trichoptera										
Hydrobiosidae							x	x		
Hydropitilidae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hydropsychidae			x				x			x
Hemiptera		x				x	x	x		
Hymenoptera	x				x		x	x	x	x
Odonata										
<i>Acanthagrion</i> sp.	x	x	x	x		x	x	x	x	x
<i>Oxyagrion</i> sp.						x				x
Chironomidae										
<i>Ablabesmyia</i> (<i>Karelia</i>)			x	x			x	x		
<i>Ablabesmyia</i> sp1				x		x	x	x	x	
<i>Beardius</i> sp1							x			x
<i>Beardius</i> sp4				x	x					x
<i>Chironomus</i> sp1	x	x	x	x	x			x	x	x
<i>Chironomus</i> sp2		x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Chironomus</i> sp3			x	x	x	x	x	x	x	
<i>Cricotopus</i> sp1		x						x		
<i>Dicrotendipes</i> sp3						x				x
<i>Goeldichironomus xiborena</i> Reis, 1974	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Harnischia</i> sp1		x	x							x
<i>Harnischia</i> sp2			x		x			x	x	
<i>Parachironomus</i> sp4			x	x	x		x	x	x	x

Anexo – Continuação...

Taxa	Fractal							Distâncias		
	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	0 m	5 m	10 m
<i>Phaenopsectra</i> sp1							x	x		
<i>Polypedilum</i> (<i>Asheum</i>)	x	x	x		x	x	x		x	x
<i>Polypedilum</i> (<i>Tripodura</i>)						x		x		
<i>Polypedilum</i> sp1				x	x			x	x	x
<i>Polypedilum</i> sp2	x	x	x	x		x	x	x	x	x
<i>Tanytarsus</i> sp1	x	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Tanytarsus</i> sp2	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Tanytarsus</i> sp3				x				x		