

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

DANIELLE KATHARINE PETSCH

**Mecanismos e padrões de distribuição da metacomunidade bentônica com  
diferentes modos de dispersão**

Maringá  
2014

DANIELLE KATHARINE PETSCH

**Mecanismos e padrões de distribuição da metacomunidade bentônica com diferentes modos de dispersão**

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 Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Alice Michiyo Takeda

Maringá

2014

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

P498m

Petsch, Danielle Katharine, 1990-

Mecanismos e padrões de distribuição da metacomunidade bentônica com diferentes modos de dispersão / Danielle Katharine Petsch. -- Maringá, 2014.  
38 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2014.  
Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Alice Michyio Takeda.

1. Invertebrados de água doce - Ecologia - Metacomunidades - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Meiofauna - Ecologia - Metacomunidades - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Zoobentos de água doce - Ecologia - Metacomunidades - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 4. Bentos de água doce - Ecologia - Metacomunidades - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.178209816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

DANIELLE KATHARINE PETSCH

**Mecanismos e padrões de distribuição da metacomunidade bentônica com diferentes modos de dispersão**

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.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Alice Michiyo Takeda  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros  
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP/Rio Claro)

Prof. Dr. Luis Maurício Bini  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Aprovada em: 13 de fevereiro de 2014.

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

## **DEDICATÓRIA**

*Dedico esse trabalho a todos que me proporcionaram tantos momentos de alegria durante essa fase.*

*Em especial, dedico aos meus pais, Osmar e Maria Helena, pelo apoio irrestrito em toda minha vida.*

## *Agradecimentos*

À *Alice*, que foi minha orientadora não só científica, mas também pessoal. Um exemplo de ética e profissionalismo. A menina que entrou no laboratório com 17 anos não sai a mesma hoje, e muito do que aprendi e amadureci devo à sua orientação.

À *CAPES* pelo fornecimento da bolsa, *PROEX* pela disponibilização de recursos e *PELD-CNPq* pelo apoio logístico.

Ao *Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM)*, pela oportunidade de participar de um curso renomado, onde encontrei tanta alegria ao integrá-lo.

Aos *amigos do laboratório de Zoobentos*, que jamais poderia chamar apenas de colegas. Agradeço desde os que já passaram pelo laboratório (Gi Rosin, Rominho, Sayuri, Sue Ellen, Carol, Josi, Sidão, Ka) como os que entraram há pouco (Marcelo, Jéssica, Vanessa, Elô). Mas, agradeço especialmente, aos que conviveram comigo todos esses anos: Camis, Gi Pinha, Flavião, Rafa e Renatinha. Valeu pelas gargalhadas, pelas guerrinhas de sedimento ou de papel molhado, pelos concursos gata molhada, pelos pães de queijo da mufla, corridas de cadeira, churrascos, o susto da draga perdida, mergulhos no Paranazão, e ainda pelas batatas com queijo e bacon do Afonseira, já que certamente alguns dos “quilinhos” a mais vieram da comilança do laboratório! Eu cheguei a duvidar quando a Alice disse que sentiríamos falta desses dias de triagem, mas hoje vejo que ela estava certa. Além de todas as palhaçadas que vivemos, obrigada por acreditarem em mim e me apoiarem nos momentos de insegurança, e por tornarem meus dias tão mais agradáveis.

À *Gisele Pinha*, tanto pela amizade desde os primeiros dias de laboratório como pelo apoio na dissertação, desde o planejamento das coletas até a encontrar um script salvador!

Aos *colegas do PEA*, em especial aos que compuserem a *turma ME/DO PEA 2012*, uma turma muito mais bacana do que eu poderia esperar: Aline, Barbris (treta), Bia (quebra o caranguejo!), Bibis, Cá (grande companheira de canoa), Carol, Gabri (nossa Gabri, quantos músculos!), Herick, Jean (Yo no speak italiano), Jú (treta), Lê (bracinho), Letícia, Lô (treta), Mariana, Marília (mais baiana que maringaense), Mirtha, Nati (mãezona arretada da galera), Thaísa (lelekeleke), Thamis (quase uma conterrânea da colônia alemã), Robertson (promotor mais biólogo que conheço), Rogério (sedimento) e Vinícius.

Aos *professores do PEA*, pelos conselhos e conhecimentos transmitidos.

A *todos os companheiros do Nupelia*; ao pessoal da secretaria (Norton, Marlize e Cecília) e aos motoristas mais engraçados e parceiros que existem (Celsão e Seu Ní).

*Aos amigos dos laboratórios de Zooplâncton, Perifíton, Macrófitas e Fitoplâncton,* por todas as conversas, momentos de risadas, parcerias e ainda auxílio nos trabalhos.

À *Salette e João*, não só pelos livros emprestados, mas pelas palavras sempre gentis e amigas.

À *Aldenir e Jocemara*, que mesmo quase sempre muito ocupadas, conseguíamos ter divertidos momentos enquanto resolviam as pendências acadêmicas.

À *Bárbara Gimenez, Gisele Pinha, Louizi Braghin e Vanessa Algarte* pela leitura crítica do manuscrito.

À *Juliana Dias*, pelo auxílio em análises estatísticas.

À *Sandra Melo, Bárbara Gimenez, Gisele Pinha e Flávio Ragonha* pelo auxílio na identificação dos invertebrados.

*A todos os companheiros das coletas do PELD*, que foi minha alegria trimestral nesses seis anos. Em especial à equipe de campo em Porto Rico: Tião, Alfredinho, Gazo, Tato, Chiquinho, Valdecir, Wladi, Frora, Val... e claro, ao nosso barqueiro Lucão, grande parceiro de aventuras e o nosso GPS ambulante.

*Ao laboratório de Limnologia*, especialmente a *Dú*, não só pelas variáveis abióticas gentilmente cedidas, mas também pelas tetinhas de nega, que alegam todas as companhas do PELD.

*Aos amigos da graduação* (Nati, Lua, Bibis, Isa...), mas, em especial, àqueles que posteriormente viraram os “*treta*”: Barbris, Daniel (tiozis), Dri, Fer, Lô, Jú, Nay e Say.

À *Louizi Braghin*, minha amiga-mãe desde o primeiro ano da faculdade.

Às *integrantes da rep 102* (Lê e Lô), por todo o companheirismo e amizade nesse tempo de mestrado, e da *rep Roça and Roll* (Carina, Jess, Jú e Iza), por todas as bagunças e parcerias durante a graduação.

À *comunidade de Sussuí*, lugar onde nasci e fui criada, e tenho todos com muito carinho. Em especial, às amigas Carol, Carina, Sandy, Vá e Nati. Ich liebe dich!

*A toda minha família*, principalmente as primas Aline, Carina (aquele toque de cabecinha pra você) e Gra, por sempre me apoiarem e me ajudarem a tomar minhas decisões.

*Ao Yuri*, que tem me acompanhado desde as incertezas do ensino médio até da seleção do doutorado.

*Aos meus pais*, Osmar e Maria Helena, pelo apoio incondicional em toda minha vida.

*Ora, o que é a vida sem um pouco de riscos?*  
*(Sirius Black em Harry Potter e a Ordem da Fênix)*



## **Mecanismos e padrões de distribuição da metacomunidade bentônica com diferentes modos de dispersão**

### **RESUMO**

Abordagens complementares, baseadas em padrões e mecanismos, constituem uma perspectiva promissora na compreensão dos fatores que estruturam as metacomunidades. Além disso, a utilização de uma abordagem desconstrutiva possibilita agrupar espécies de acordo com traços biológicos compartilhados, tornando os resultados mais evidentes. Nesse contexto, investigamos os diferentes mecanismos e padrões de distribuição que podem ser reconhecidos de acordo com os modos de dispersão (ativa ou passiva) e entre os períodos hidrológicos (seca e cheia) na metacomunidade de invertebrados bentônicos da planície de inundação do alto rio Paraná. As amostragens foram realizadas em 18 lagoas no ano de 2011, em um mês de cheia e outro de seca. Para os dispersores ativos, somente o fator espacial foi significativo na cheia, o que indica uma dispersão limitada nessas condições, enquanto na seca, fatores tanto ambientais quanto espaciais foram importantes, sugerindo uma alta dispersão. Em relação ao padrão de distribuição do grupo, em ambos os períodos hidrológicos, o padrão Clementsiano foi reconhecido. Especialmente na seca, quando há uma maior heterogeneidade ambiental, os insetos alados poderiam selecionar ativamente as lagoas mais apropriadas ao longo de um gradiente ambiental, e assim, a distribuição dessas espécies poderia estar associada ao tal gradiente, gerando um padrão Clementsiano. Em relação aos dispersores passivos, encontramos uma distribuição randômica, em que no período de cheia ambos os fatores ambientais e espaciais foram importantes, indicando uma alta dispersão. Entretanto, na seca, apenas o componente espacial foi significativo, o que sugere uma dispersão mais limitada. Esses invertebrados, por serem passivamente dispersos, podem não ser capazes de acompanhar eficientemente a variação ambiental entre as lagoas. Além disso, estão ainda sujeitos ao efeito de homogeneização dos ambientes aquáticos durante a cheia, que poderia facilitar a dispersão nesse período. Tais características poderiam, portanto, favorecer o estabelecimento da distribuição randômica aos dispersores passivos. Dessa maneira, ressaltamos a complexidade das comunidades biológicas, cuja melhor compreensão pode depender, como demonstrado, tanto de abordagens desconstrutivas (traços biológicos) como complementares (mecanismos e padrões), e ainda, de como se alteram com o tempo.

**Palavras-chave:** Dispersão passiva. Dispersão ativa. Planície de inundação. Estrutura da metacomunidade. Partição da variância.

## **Mechanisms and distribution patterns of benthic metacommunity with different dispersal modes**

### ***ABSTRACT***

Complementary approaches, based in mechanisms and patterns, provide a promising perspective in understanding the factors structuring metacommunities. Furthermore, the use of a deconstructive approach separates species according to shared biological traits, making the results more evident. In this context, we investigated different mechanisms and distribution patterns that can be recognized, according to dispersal modes (active or passive) and hydrological periods (dry and flood) in the benthic invertebrates metacommunity of Upper Paraná River floodplain. Sampling was conducted in 18 lakes, in a month of flood and another of dry in 2011. In active dispersers, only the spatial component was significant in the flood, indicating a limited dispersion under these conditions, whereas in the dry, both environmental and spatial components were significant, suggesting a high dispersion. Regarding the distribution pattern of the group, in both hydrological periods, we recognized a Clementsian pattern. Especially in the dry season, when there is a greater environmental heterogeneity, winged insects could actively select the most appropriate lakes along an environmental gradient, and thus the distribution of these species could be associated with such gradient, creating a Clementsian pattern. Regarding passive dispersers, we found a random distribution, which in the flood season both environmental and spatial effects were significant, indicating a high dispersion. However, in the dry season only the spatial component was significant, suggesting a more limited dispersion. These invertebrates being passively dispersed may not be able to effectively track environmental variation among lakes. In addition, this group was influenced for the homogenization effect of aquatic environments during flood, which could facilitate the dispersion in this period. Therefore, such characteristics may favor the random establishment of these invertebrates that are passively dispersed between lakes. We highlight the complexity of biological communities, whose understanding may depend, as demonstrated, both deconstructive approaches (biological traits) as complementary (mechanisms and patterns), and how they change over time.

***Keywords:*** Passive dispersal. Active dispersal. Floodplain. Metacommunity structure. Variance partitioning.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Biology*. Disponível em:

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427)

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	16
2.1	CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	16
2.2	CARACTERIZAÇÃO DOS PERÍODOS DE AMOSTRAGEM .....	17
2.3	COLETA DE DADOS E PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS .....	18
2.4	DESCONSTRUÇÃO DA COMUNIDADE BENTÔNICA .....	19
2.5	GRADIENTE AMBIENTAL .....	19
2.6	ABORDAGEM DE MECANISMOS: PARTIÇÃO DA VARIÂNCIA .....	19
2.7	ABORDAGEM DE PADRÕES: ELEMENTOS DA ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE .....	21
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	22
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	26
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	30
	<b>APÊNDICES</b> .....	36

## 1 INTRODUÇÃO

Padrões de distribuição de espécies e os fatores que os governam são complexos (Heino, 2005). No entanto, um dos arcabouços teóricos mais promissores em relação à distribuição, diversidade e coexistência das espécies é o de metacomunidades, que tem se desenvolvido rapidamente nos últimos anos (Leibold *et al.*, 2004; Cottenie, 2005; Pandit *et al.*, 2009; Hajek *et al.*, 2011). Uma metacomunidade pode ser definida como um conjunto de comunidades locais ligadas por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si (Gilpin & Hanski, 1991; Wilson, 1992; Leibold *et al.*, 2004). O conceito tem sido empregado em diversos estudos que investigam a importância relativa de fatores ambientais e espaciais na estruturação das comunidades (Cottenie, 2005; Heino & Myrkä, 2008; Siqueira *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2013; Algarte *et al.*, 2014). De acordo com Poff (1997), tanto os fatores ambientais (relacionados a interação entre espécies e características do ambiente) quanto espaciais (capacidade de dispersão) podem atuar como filtros na determinação da composição das comunidades locais.

Nesse contexto, duas abordagens complementares podem ser utilizadas para avaliar os padrões de variação espacial na composição de espécies em metacomunidades (Presley *et al.*, 2010; Presley *et al.*, 2011). A abordagem mais comumente utilizada, baseada nos mecanismos, avalia a importância dos fatores ambientais e espaciais ao formar as perspectivas *patch dynamics* (dinâmica de manchas), *species sorting* (seleção de espécies), *mass effects* (efeito de massa) e *neutrality* (neutralidade) (Leibold *et al.*, 2004; Cottenie, 2005; Holyoak *et al.*, 2005). A outra abordagem, baseada em padrões, analisa características da distribuição das espécies ao longo dos gradientes ambientais, que surgem como uma consequência dos mecanismos e se manifestam como estruturas particulares de metacomunidades (Leibold & Mikkelsen, 2002; Presley *et al.*, 2010). Até o momento, a maioria dos estudos tem focado em apenas uma dessas abordagens, com pouca preocupação em unir os mecanismos e as estruturas (Presley *et al.*, 2010).

Em relação às quatro perspectivas propostas por Leibold *et al.* (2004) referentes à abordagem de mecanismos, a *patch dynamics* assume homogeneidade ambiental, em que as espécies apresentam um *trade-off* entre a capacidade de colonização e de competição. Por outro lado, o *species sorting* enfatiza a heterogeneidade ambiental associada às diferenças entre as espécies e a uma capacidade dispersiva que é suficiente para que as espécies cheguem às diferentes manchas de ambiente, mas que não influencia na sua distribuição (Gonzalez, 2009). Na perspectiva *mass effects* (Holt, 1993; Mouquet & Loreau, 2002), as taxas de

dispersão são suficientemente altas para mudar a abundância de populações locais, onde manchas fonte de melhor qualidade ambiental podem ser diferenciadas de manchas sumidouro, de menor qualidade. E por fim, o modelo neutro, proposto por Hubbell (2001), assume homogeneidade ambiental e equivalência ecológica entre as espécies, sendo a distribuição determinada principalmente pela capacidade de dispersão. No entanto, em uma recente revisão acerca de trabalhos publicados sobre metacomunidades, Logue *et al.* (2011) apontaram algumas limitações da aplicação do conceito original bem como em trabalhos subjacentes. Preocupados com essas limitações, Winegardner *et al.* (2012) propuseram uma revisão da terminologia utilizada por Leibold *et al.* (2004), reorganizando os modelos a partir da importância relativa da dispersão, sugerindo assim que as metacomunidades fossem compreendidas como neutras ou variações do *species sorting* com dispersão limitada (*patch dynamics*), com dispersão eficiente (*species sorting*) ou com alta dispersão (*mass effects*). Segundo Winegardner *et al.* (2012), esses termos capturam os mecanismos causais e são, portanto, mais explícitos.

Por outro lado, a abordagem baseada nos padrões de distribuição está relacionada a um dos maiores debates históricos em ecologia de comunidades: se as comunidades bióticas existem como entidades discretas onde grupos de espécies mostram respostas similares ao ambiente (gradientes Clementsianos - Clements, 1916) ou como um contínuo de mudança gradual na composição, onde as espécies respondem individualmente (gradientes Gleasonianos - Gleason, 1916) (Heino, 2005). Como essa dicotomia é muito limitada (Shipley & Keddy, 1987), outros padrões foram posteriormente reconhecidos. Segundo Leibold & Mikkelsen (2002), os elementos *coherence* (coerência), *turnover* (substituição) e *boundary clumping* (limites agregados) são combinados para identificar uma estrutura idealizada que melhor descreve uma metacomunidade. Assim, podem ser formadas pelo menos seis perspectivas ecológicas que tentam esclarecer os padrões de distribuição de espécies entre locais: Clementsiano, Gleasoniano, randômico, co-ocorrência, uniformemente espaçado e aninhamento.

Enquanto nos padrões Clementsiano e Gleasoniano as espécies respondem, respectivamente, em grupo ou individualmente ao gradiente ambiental, na distribuição randômica (Simberloff, 1983) não há gradientes ou outros padrões formados na distribuição das espécies entre os locais. Por outro lado, na co-ocorrência ou distribuição tabuleiro de xadrez (Diamond, 1975), os pares de espécies têm distribuições mutuamente exclusivas e ocorrem independentemente de outros pares. Os gradientes uniformemente espaçados (Tilman, 1982), por sua vez, apresentam espécies distribuídas de um modo mais uniforme que

o esperado ao acaso, geralmente resultado de forte competição interespecífica. E por fim, o aninhamento (Paterson & Atmar, 1986), assume que uma assembleia biológica relativamente pobre é composta por subgrupos de espécies que ocorrem em locais mais ricos. Embora cada um desses padrões idealizados tenham sido examinados isoladamente e geralmente contrastados com a distribuição randômica de espécies entre locais, raramente os mesmos têm sido analisados simultaneamente em um contexto de metacomunidade (Leibold & Mikkelsen, 2002; Presley *et al.*, 2009; Henriques-Silva *et al.*, 2013).

Um interessante sistema para explorarmos as relações entre mecanismos e os padrões de distribuição de espécies é a planície de inundação do alto rio Paraná, uma área de reconhecida importância ecológica por comportar uma alta heterogeneidade ambiental (Thomaz *et al.*, 2004) e, por conseguinte, uma elevada biodiversidade de organismos terrestres e aquáticos (Agostinho *et al.*, 2004). Além da heterogeneidade espacial e da alta e geralmente estocástica variabilidade temporal das condições ambientais, sistemas rio-planície de inundação são caracterizados por uma complexa rede de configuração dos corpos d'água e rotas de dispersão, que podem ser vistos como oportunidades para expandirmos o campo de ecologia de metacomunidades (Funk *et al.*, 2013).

Em sistemas de planície de inundação, o regime hidrológico, caracterizado por períodos de inundação e estiagem, é considerado um fator chave na manutenção dos processos ecológicos e padrões de diversidade (Junk *et al.*, 1989; Thomaz *et al.*, 2007). Ainda, o pulso de inundação, por aumentar a conectividade entre os locais, pode agir como um homogeneizador dos ambientes e das comunidades aquáticas (Thomaz *et al.*, 2007). Além disso, durante o período de cheia, a dispersão pode ser favorecida com a inundação, por aumentar a disponibilidade de rotas de intercâmbio de espécies entre os corpos aquáticos (Nabout *et al.*, 2009). Por outro lado, durante o período de seca, a heterogeneidade ambiental, que é reconhecida como elevada na planície de inundação do alto rio Paraná (Thomaz *et al.*, 2004), pode tornar-se mais evidente e influente na estruturação das comunidades biológicas.

Dentre as comunidades aquáticas, a de invertebrados bentônicos é amplamente distribuída na planície de inundação do alto rio Paraná. Além da alta riqueza de espécies que a comunidade bentônica possui, há também uma grande variedade funcional, como em termos de capacidade de dispersão das espécies que compõem esse grupo biológico tão diverso (Shurin *et al.*, 2009). Nesse sentido, com a utilização da abordagem desconstrutiva sugerida por Marquet *et al.* (2004), podemos agrupar essas espécies segundo traços biológicos compartilhados. Uma vez que a dispersão é um fator chave em estruturar as metacomunidades (Van de Meutter *et al.*, 2007; Damschen *et al.*, 2008; Gonroos *et al.*, 2013), agrupamos os

invertebrados bentônicos de acordo com tal traço biológico, entre os que possuem um estágio de dispersão ativa quando adultos (Chironomidae, Ephemeroptera e Trichoptera) ou apresentam dispersão estritamente passiva (Oligochaeta e Bivalvia). Isso nos permitiu investigar as relações entre os mecanismos e os modelos de distribuição das espécies, ainda pouco conhecidos em organismos com diferentes capacidades de dispersão de um mesmo ecossistema (Beisner *et al.*, 2006; Vanschoenwinkel *et al.*, 2007; De Bie *et al.*, 2012). É possível sugerir, por exemplo, uma distribuição randômica e uma fraca relação com fatores ambientais aos dispersores passivos, uma vez que são carreados via fluxo d'água e não são capazes de selecionar seus habitats ao longo de um gradiente ambiental. Por outro lado, para os dispersores ativos, uma distribuição não-randômica poderia ser reconhecida, influenciada principalmente pela colonização ativa de seus habitats preferidos.

Partindo do princípio que diferentes mecanismos e padrões de distribuição podem ser reconhecidos na metacomunidade bentônica entre os modos de dispersão e, ainda, entre os períodos de seca e cheia, investigamos as seguintes hipóteses: *i*) para os dispersores passivos, uma distribuição randômica pode ser reconhecida onde somente os fatores espaciais são significativos no período de seca, devido a dispersão mais limitada, enquanto no período de cheia, ambos os fatores são significativos, pois a dispersão é facilitada com a inundação; *ii*) os dispersores ativos possuem maior capacidade de dispersão do que os passivos, portanto, os fatores ambientais e espaciais são significativos, gerando ainda um padrão não-randômico de distribuição de espécies (Clementsiano, Gleasoniano ou aninhamento - co-ocorrência e gradientes uniformemente espaçados não são esperados pois geralmente resultam a partir de alta competição interespecífica, o que é pouco provável em nosso estudo).

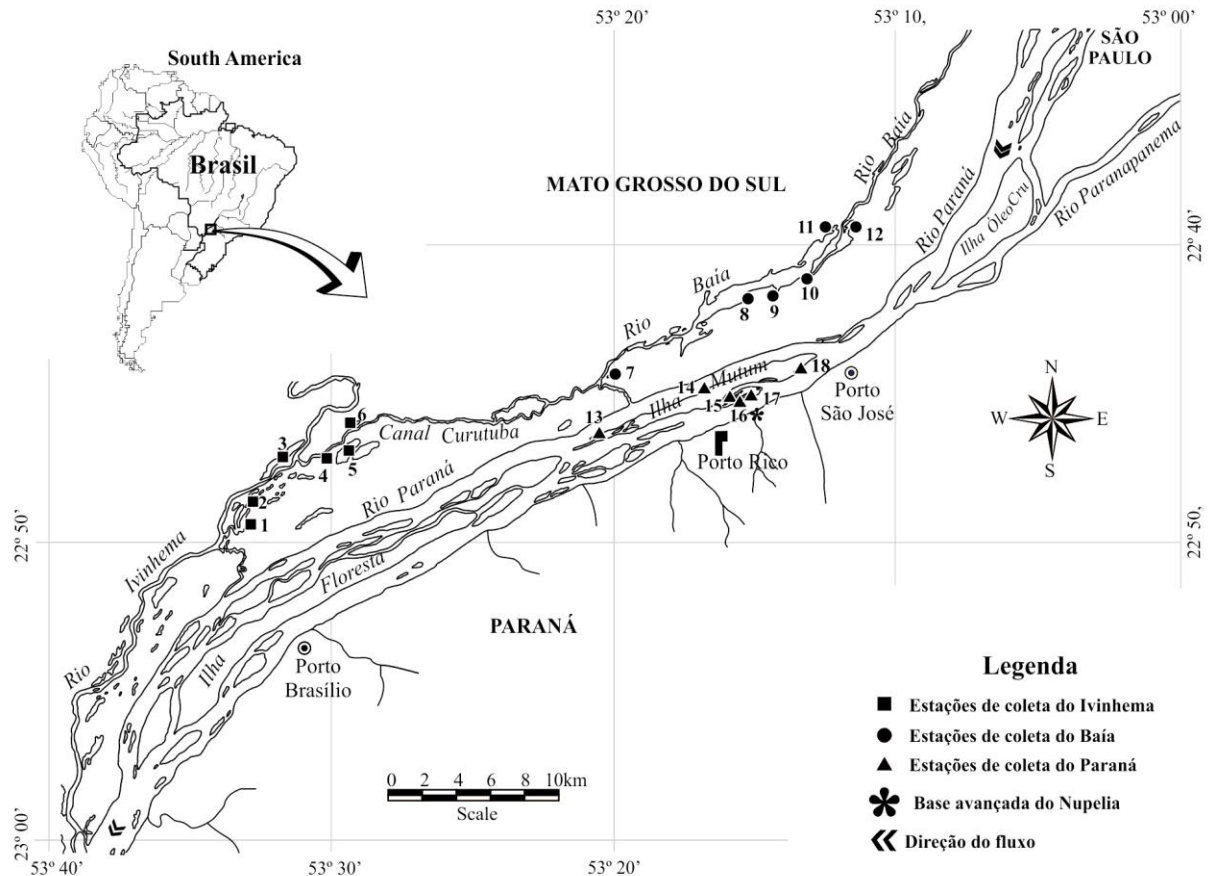
## **2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO**

Situada no trecho compreendido entre a foz do rio Paranapanema e a foz do rio Ivinhema, a bacia hidrográfica do alto rio Paraná ocupa uma vasta área, superando em território brasileiro 802.150 km<sup>2</sup> (Souza Filho & Stevaux, 1997). As amostragens desse estudo estão inseridas no programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD/CNPq), cuja área amostrada compreende ainda o último trecho livre de barramentos do rio Paraná no Brasil (Agostinho *et al.* 2008). As coletas foram realizadas em uma região de aproximadamente 60 km, em 18



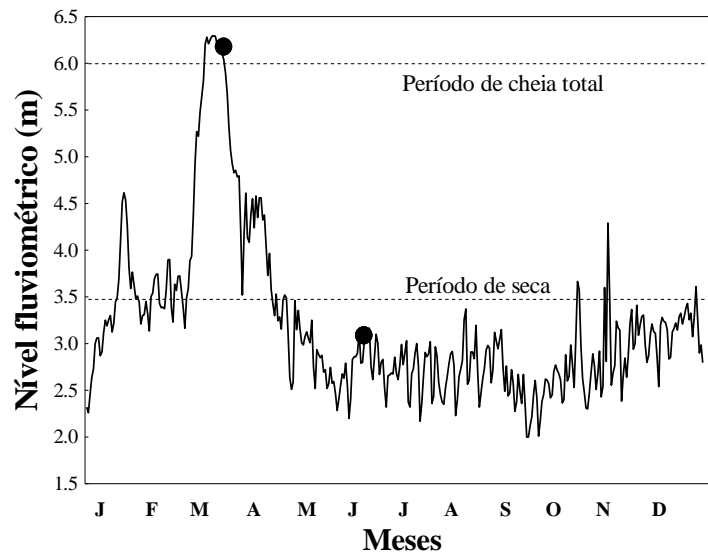
lagoas relacionadas aos três principais rios da planície de inundação do alto rio Paraná: Ivinhema, Baía e Paraná (Fig. 1).



**Fig. 1** Localizações das lagoas amostradas na planície de inundação do alto rio Paraná. **1.** Lagoa Boca do Ipoitã; **2.** Lagoa Capivara; **3.** Lagoa Finado Raimundo; **4.** Lagoa Jacaré; **5.** Lagoa Sumida; **6.** Lagoa Cervo; **7.** Lagoa Traíra; **8.** Lagoa Pousada das Garças; **9.** Lagoa dos Porcos; **10.** Lagoa do Aurélio; **11.** Lagoa Maria Luíza; **12.** Lagoa da Onça; **13.** Ressaco do Manézinho; **14.** Ressaco do Bilé; **15.** Ressaco do Leopoldo; **16.** Lagoa Genipapo; **17.** Lagoa Clara; **18.** Lagoa Pousada.

## 2.2 CARACTERIZAÇÃO DOS PERÍODOS DE AMOSTRAGEM

Em 2011 observamos grandes flutuações no nível hidrométrico do rio Paraná, atingindo mais de 6 m em março, na primeira coleta. De acordo com Souza Filho (2009), quando o rio Paraná atinge esses níveis ocorre uma cheia completa, caracterizada por todos os ambientes da planície de inundação estarem conectados. No entanto, na coleta seguinte realizada em junho, o nível do rio Paraná estava abaixo de 3,5 m, caracterizando um período de seca (Fig. 2).



**Fig. 2** Nível fluviométrico do rio Paraná no ano de 2011. Os círculos representam os períodos de coleta. As linhas tracejadas correspondem ao nível em que se dá a cheia total da planície de inundação do alto rio Paraná (6 m) e ao período de seca (3,5 m).

### 2.3 COLETA DE DADOS E PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS

Em cada lagoa foram amostrados ao acaso cinco pontos, e em cada ponto, com o auxílio do pegador de fundo tipo Petersen modificado ( $0,0345 \text{ m}^2$ ), foram coletadas uma amostra para análise biológica e outra para análise sedimentológica e estimativa de teor de matéria orgânica. O material biológico coletado foi lavado com o auxílio de um sistema de peneiras com malhas 2,0 mm; 1,0 mm e 0,2 mm, sendo o material retido na última peneira fixado em álcool comercial ( $92,6^\circ$ ) para posterior triagem sob microscópio estereoscópico.

Os invertebrados bentônicos foram identificados ao menor nível taxonômico possível. As larvas de Chironomidae foram dessecadas e montadas em lâminas com meio de Hoyer, de acordo com metodologia proposta por Trivinho-Strixino & Strixino (1995) e posteriormente identificadas em microscópio óptico com a utilização das chaves de Epler (2001) e Trivinho-Strixino (2011). Os indivíduos de Oligochaeta foram identificados com a utilização das chaves de Righi (1984) e Brinkhurst & Marchese (1991), Trichoptera com o auxílio da chave de Pes *et al.* (2005), Ephemeroptera com o apoio de Salles (2006), e por fim Bivalvia, com o auxílio do exposto em Pereira *et al.* (2012). Os organismos identificados encontram-se depositados no laboratório de Zoobentos (NUPELIA/UEM).

As seguintes variáveis ambientais foram tomadas concomitantes às coletas biológicas: temperatura da água ( $^\circ\text{C}$ ) e oxigênio dissolvido ( $\text{mg/L}$ ) próximos ao fundo, condutividade elétrica ( $\mu\text{S/cm}$ ), profundidade (m), transparência da coluna da água obtida

com disco de Secchi (m), pH, turbidez (NTU), clorofila total ( $\mu\text{g/L}$ ), material em suspensão total ( $\mu\text{g/L}$ ), nitrogênio total ( $\mu\text{g/L}$ ), fósforo total ( $\mu\text{g/L}$ ) e alcalinidade (mEq/L). Dados de nível fluviométrico (m) foram obtidos por meio de mensurações diárias com uma régua instalada nas proximidades da Base Avançada de Pesquisas, em Porto Rico/ Paraná.

A composição granulométrica de cada lagoa foi realizada utilizando-se a escala proposta por Wentworth (1922). A estimativa do teor de matéria orgânica do sedimento foi obtida pela queima de 20 g de sedimento seco em mufla a  $560^{\circ}\text{C}$ , por cerca de quatro horas.

#### 2.4 DESCONSTRUÇÃO DA COMUNIDADE BENTÔNICA

Apesar do estágio imaturo ser aquático, os insetos Chironomidae, Trichoptera e Ephemeroptera possuem uma fase alada, podendo ser dispersores ativos quando adultos (Armitage *et al.*, 1995; Heino & Myrka, 2008; Landeiro *et al.*, 2012). Por outro lado, os indivíduos de Oligochaeta são completamente aquáticos, e apesar de algumas espécies possuírem uma fraca capacidade natatória (Martin *et al.*, 2008), a maioria possui todo seu ciclo de vida desenvolvido no sedimento (Montanholi-Martins & Takeda, 1999). No entanto, as larvas da maioria dos bivalves encontrados nesse estudo são planctônicas, e a fase adulta, sésil. Sendo assim, Oligochaeta e Bivalvia foram os grupos que compuseram os invertebrados bentônicos com dispersão passiva, enquanto Trichoptera, Ephemeroptera e Chironomidae, os invertebrados bentônicos com uma fase de dispersão ativa.

#### 2.5 GRADIENTE AMBIENTAL

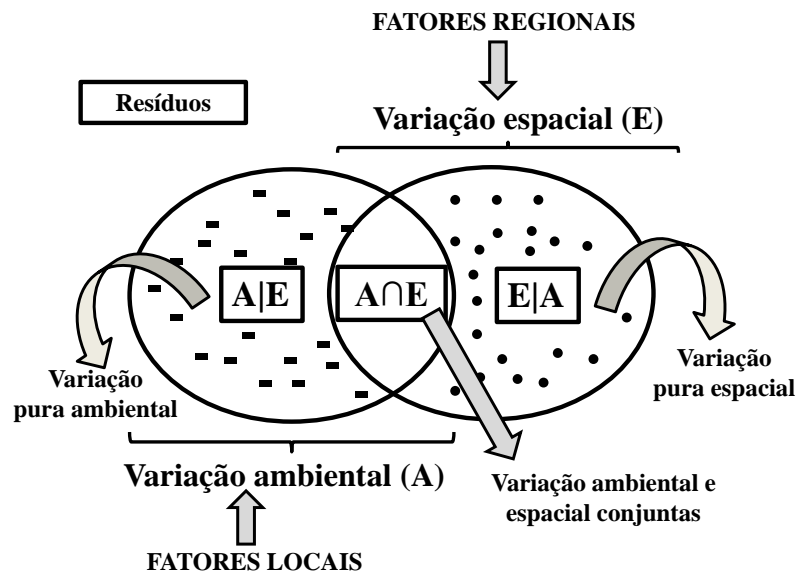
Uma análise de componentes principais (PCA) foi utilizada com o objetivo de indicar os fatores ambientais determinantes de um possível gradiente formado entre as lagoas nos períodos de seca e cheia. Apenas os dois primeiros eixos foram retidos para a interpretação por serem significativos segundo o critério de Broken-Stick. Realizamos as análises por meio do programa PC-ORD 5.01 (Ter Braak, 1986), e a confecção dos gráficos no software Statistica 7.1 (Statsoft, 2005).

#### 2.6 ABORDAGEM DE MECANISMOS: PARTIÇÃO DA VARIÂNCIA

Para avaliar a importância relativa dos fatores ambientais (variação ambiental – A) e espaciais (variação espacial – E) sobre a estruturação da metacomunidade bentônica amostrada, realizamos análises de redundâncias parciais (pRDA) (Legendre & Legendre, 1998). A pRDA

pode ser entendida como uma extensão da análise de regressão múltipla, possuindo uma matriz dependente (espécies) e diferentes matrizes explanatórias (variáveis espaciais e ambientais) (Beisner *et al.*, 2006). Foram realizadas análises para os períodos de seca e cheia, separadamente para espécies com dispersão ativa e passiva. A matriz biológica foi submetida ao método de transformação de Hellinger, para padronização dos dados. Uma matriz de distância geográfica foi construída e submetida a Análise de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhaça (PCNM), onde os eixos gerados (autovetores) foram utilizados como variáveis espaciais explanatórias. Utilizamos ainda uma matriz de fatores ambientais composta pelas seguintes variáveis: oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, turbidez, alcalinidade, clorofila, material em suspensão total, nitrogênio total, fósforo total, matéria orgânica particulada fina e grossa, seixos, grânulos, areia muito grossa, areia grossa, areia média, areia fina, areia muito fina e lama.

Para inferirmos quais processos foram mais importantes, a variação da estrutura da metacomunidade bentônica foi decomposta, segundo o método proposto por Borcard *et al.* (1992), nos seguintes componentes:  $A+E$ = variação total explicada pela análise;  $A$ = variação ambiental;  $E$ = variação espacial;  $A|E$ = variação explicada somente pelas variáveis ambientais;  $E|A$ = variação explicada somente pelas variáveis espaciais;  $A \cap E$ = variação explicada conjuntamente pelas variáveis ambientais e espaciais; e resíduos, variação não explicada por nenhum desses componentes (Fig. 3). Realizamos um processo de seleção de variáveis espaciais e ambientais (*step.forward*), e quando havia multicolinearidade, as variáveis com VIF (fator de inflação da variância) superior a 10 foram retiradas. Foram considerados como resultados da partição da variância os valores de  $R^2$  ajustado (Peres-Neto *et al.*, 2006). Os componentes puro ambiental e puro espacial foram submetidos ao teste de Monte Carlo significância ( $p < 0,05$ ). Tais análises foram realizadas no software estatístico livre R (R Core Team, 2012), com a utilização do pacote *vegan*.



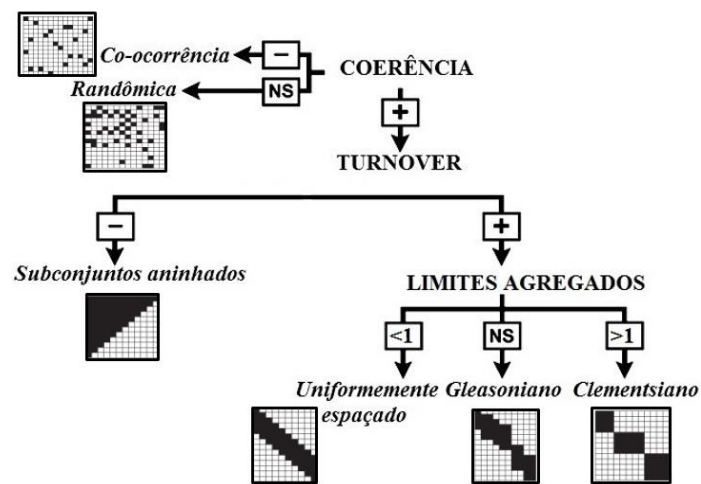
**Fig. 3** Representação da decomposição da variação da estrutura da metacomunidade bentônica, enfatizando a influência dos fatores ambientais e espaciais. A= variação ambiental; E = variação espacial; A+E= variação total explicada pela análise; A|E = variação explicada somente pelas variáveis ambientais; E|A = variação explicada somente pelas variáveis espaciais; A∩E = variação explicada conjuntamente pelas variáveis ambientais e espaciais; e resíduos, variação não explicada por nenhum desses componentes. Figura adaptada de Borcard *et al.* (1992) e Legendre & Legendre (1998).

De acordo com a partição desses componentes pela pRDA, indicamos quais os modelos de metacomunidades baseados nos mecanismos os invertebrados de dispersão passiva ou ativa podem estar melhor estruturados. Priorizamos a terminologia proposta no trabalho de Winegardner *et al.* (2012), pois o mesmo enfatiza os processos de dispersão, mais relacionado ao objetivo desse estudo.

## 2.7 ABORDAGEM DE PADRÕES: ELEMENTOS DE ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE

Para indicar o padrão de distribuição de espécies em que os invertebrados bentônicos de dispersão passiva e ativa podem ser melhor representados (co-ocorrência, randômico, aninhamento, gradientes uniformemente espaçados, Clementsianos ou Gleasonianos), analisamos os elementos de estrutura de metacomunidades (EMS) denominados coerência (*coherence*), substituição (*turnover*) e limites agregados (*boundary clumping*), com base no proposto por Leibold & Mikkelsen (2002) e Presley *et al.* (2010). A partir de uma matriz de incidência de dispersores ativos e outra de dispersores passivos em meses de cheia e seca, os dados foram estruturados de maneira a formar um gradiente biológico, e os elementos avaliados de forma hierárquica (Fig. 4). Se a coerência for significativamente negativa, há

mais ausências embutidas do que esperado ao acaso (co-ocorrência); se for não significativa, o padrão encontrado não é diferente do aleatório (distribuição randômica) e, se significativamente positivo, os demais elementos são analisados a seguir. Se o *turnover* for significativamente negativo, há um indício de um padrão aninhado entre as espécies. Se for positivo ou não significativo, analisamos se os limites da distribuição de espécies são agregados (*boundary clumping*). Para isso, avaliamos o índice de Morisita que, se menor que um, indica um padrão uniformemente espaçado; se maior que um, há um indicativo de ser uma distribuição Clementsiana e, se não for significativo, distribuição Gleasoniana. A análise foi realizada pelo pacote *metacom* do programa R com auxílio do manual disponível em: <http://cran.r-project.org/web/packages/metacom/metacom.pdf>



**Fig. 4** Representação da abordagem hierárquica baseada na análise de elementos da estrutura da metacomunidade que resultam em seis padrões de distribuição idealizados por Leibold & Mikkelsen (2002). Elemento negativo (-), positivo (+) e não significativo (NS). <1 e >1 resultados do índice de Morisita. Figura adaptada de Presley *et al.* (2010).

### 3. RESULTADOS

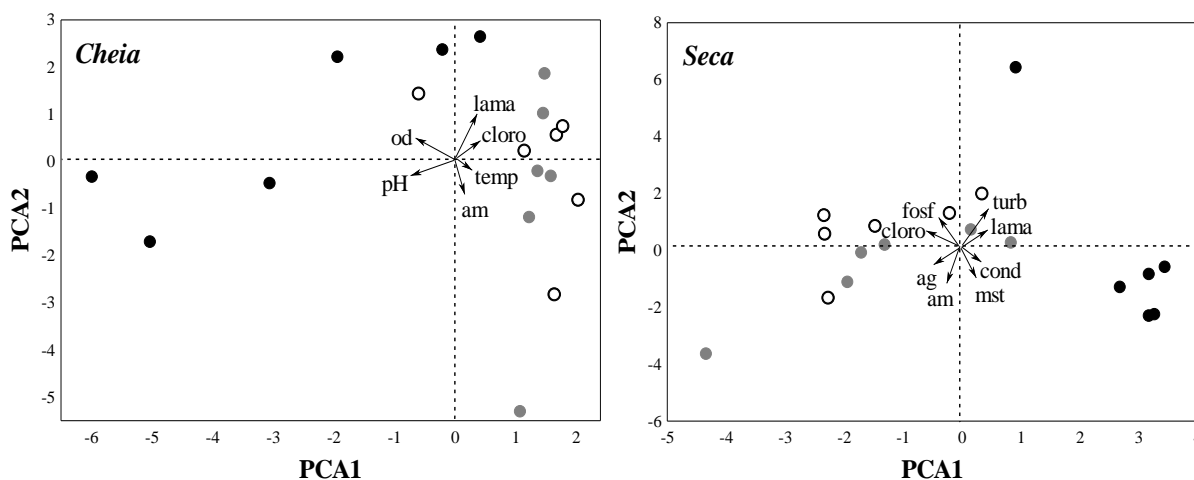
Dentre os fatores abióticos mensurados, observamos, no período de cheia, os menores valores de oxigênio dissolvido e turbidez, e os maiores teores de matéria orgânica particulada grossa. No período de seca, por outro lado, observamos baixos valores de temperatura da água e condutividade (Tabela 1).

**Tabela 1** Fatores ambientais (média e desvio-padrão) mensurados na seca e cheia em 18 lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná.

	Temp.	O.D.	pH	Cond.	Turb.	MST	Alc.	Cloro.	NT	PT	MOPG	MOPF	SEI	GRA	AMG	AG	AM	AF	AMF	Lama
	°C	mg/L		uS/cm	NTU	ug/L	mEq/L	ug/L	ug/L	ug/L	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
<b>CHEIA</b>	27.8	5.1	6.4	50.0	2.7	1.4	323.7	3.3	776.9	20.3	5.5	13.8	0.0	0.1	0.8	2.4	11.0	15.4	15.4	54.8
<i>Desvio-padrão</i>	0.8	2.8	0.5	5.4	4.2	0.9	45.8	2.3	95.1	5.2	14.8	8.2	0.0	0.3	1.3	2.6	12.0	11.0	10.9	24.4
<b>SECA</b>	18.6	7.0	6.4	32.9	10.7	1.6	140.3	10.9	937.2	37.7	2.2	15.1	0.4	0.4	0.9	2.8	8.7	15.1	15.1	56.6
<i>Desvio-padrão</i>	1.1	1.4	0.5	15.4	5.1	1.5	70.5	7.3	468.1	24.4	2.8	8.8	1.5	1.3	1.6	2.4	7.4	12.1	7.9	22.7

Temp.= temperatura; O.D.= oxigênio dissolvido; Cond.= condutividade elétrica; Turb.= turbidez; MST= material em suspensão total; Alc.= alcalinidade; Cloro.= Clorofila; NT= nitrogênio total; PT= fósforo total; MOPG= matéria orgânica particulada grossa; MOPF= matéria orgânica particulada fina; SEI= seixos, GRA= grânulos, AMG= areia muito grossa; AG=areia grossa; AM= areia média; AF= areia fina; AMF= areia muito fina.

A análise de componentes principais explicou nos períodos de cheia e seca, respectivamente, 48,76% e 49,27% da variabilidade total dos dados (Fig. 5). Ao evidenciarmos as lagoas associadas aos rios Paraná, Baía e Ivinhema percebemos que há alguma tendência de separá-las em grupos, especialmente as associadas ao Paraná das demais, influenciadas principalmente na cheia pelo pH e oxigênio dissolvido, e na seca, quando essa separação ficou um pouco mais evidente, pela lama, condutividade e material em suspensão total.



**Fig. 5** Diagrama da análise de componentes principais (PCA) no período de seca e cheia. Círculos pretos= lagoas associadas ao rio Paraná; círculos cinza = lagoas associadas ao rio Ivinhema; círculos vazados = lagoas associadas ao rio Baía. od = oxigênio dissolvido; cloro = clorofila; temp = temperatura; am = areia média; fosf = fósforo; ag = areia grossa; cond = condutividade; mst = material em suspensão total; turb = turbidez.

A metacomunidade bentônica esteve representada por um total de 1366 indivíduos, distribuídos em 57 espécies entre os invertebrados com dispersão ativa e 14 espécies com dispersão passiva. Chironomidae foi o grupo mais abundante (638 indivíduos), seguido por Oligochaeta (419 indivíduos), Bivalvia (277 indivíduos), Ephemeroptera (19 indivíduos) e Trichoptera (13 indivíduos). A maior abundância e riqueza foram registradas no mês de seca,

com aproximadamente 958 indivíduos e 59 espécies, enquanto no mês de cheia, registramos 408 indivíduos e 43 espécies (Tabela S1 – ver Material Suplementar).

A pRDA demonstrou uma participação diferenciada dos fatores ambientais e espaciais entre os períodos de seca e cheia e tipos de dispersores. Para os invertebrados bentônicos com dispersão ativa, tanto o componente puro ambiental como o puro espacial tiveram uma participação semelhante, no entanto, a explicação dos componentes foi relativamente baixa em ambos os períodos (próxima à 5% para cada componente). No período de cheia, apenas o puro espacial foi significativo, enquanto na seca, tanto o componente puro ambiental quanto espacial foram significativos e similares. Por outro lado, encontramos um maior poder de explicação dos dados para os invertebrados com dispersão passiva, principalmente em relação ao componente puro espacial. Durante o período de cheia, observamos a significância dos componentes puro ambiental e espacial (embora o puro espacial tenha sido maior que o puro ambiental) e, no mês de seca, somente o puro espacial (Tabela 2).

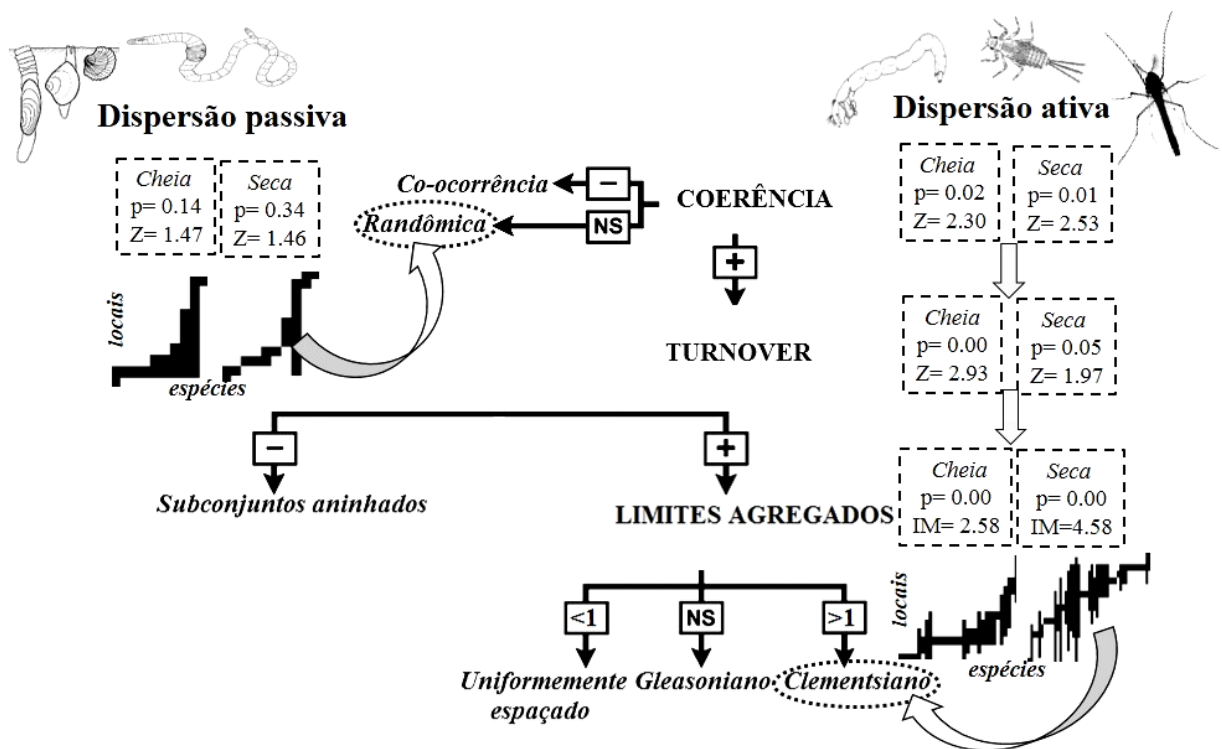
**Tabela 2** Partição da variância dos dispersores ativos e passivos analisados em função de fatores ambientais e espaciais nos períodos de cheia e seca de 2011 em 18 lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná.

DISPERSÃO ATIVA						
	CHEIA			SECA		
	R <sup>2</sup> adj.	p	Var. selec.	R <sup>2</sup> adj.	p	Var. selec.
Puro ambiental (A   E)	0.040	0.06		<b>0.050</b>	<b>0.04</b>	
Compartilhada (A∩E)	0.116			0.040		
Puro espacial (E   A)	<b>0.054</b>	<b>0.015</b>		<b>0.058</b>	<b>0.02</b>	
Resíduos	0.790			0.852		
Variáveis ambientais			mst			cond., cloro.
Variáveis espaciais			pcnm1			pcnm1, 2
DISPERSÃO PASSIVA						
	CHEIA			SECA		
	R <sup>2</sup> adj.	p	Var. selec.	R <sup>2</sup> adj.	p	Var. selec.
Puro ambiental (A   E)	<b>0.121</b>	<b>0.015</b>		0.072	0.07	
Compartilhada (A∩E)	0.000			0.196		
Puro espacial (E   A)	<b>0.276</b>	<b>0.005</b>		<b>0.255</b>	<b>0.005</b>	
Resíduos	0.619			0.477		
Variáveis ambientais			pH			cond., mst
Variáveis espaciais			pcnm5,6,7,1			pcnm7,5,9,4,3, 1

Componente puro ambiental = [A | E]; componente puro espacial = [E | A]; variação compartilhada explicada pelas variáveis ambientais e espaciais = [A∩E]; resíduos = variação não explicada; significância de p<0,05; R<sup>2</sup> adj. = coeficiente de determinação ajustado; var. selec. = variáveis selecionadas pela análise; cond. = condutividade; cloro. = clorofila, mst = material em suspensão total.



Por meio da abordagem baseada nos padrões de distribuição das espécies, encontramos diferenças apenas entre o modo de dispersão, mas não entre os períodos hidrológicos (Fig. 6). Os invertebrados bentônicos com dispersão passiva apresentaram coerência positiva no mês de cheia e de seca, entretanto, não significativa. Portanto, o número de ausências embutidas não foi diferente do que esperado ao acaso, e assim, o padrão encontrado se assemelha mais a uma distribuição randômica. Por outro lado, os invertebrados bentônicos com dispersão ativa apresentaram coerência positiva e significativa, e por conseguinte, analisamos o *turnover*, que também foi positivo e significativo. Por fim, a análise do elemento limites agregados em ambos os períodos (seca e cheia) demonstrou que o resultado do índice de Morisita foi significativo e maior que 1, o que indica um padrão de distribuição de espécies que mais se assemelha ao Clementsiano (Tabela S2 – ver Material Suplementar).



**Fig. 6** Análise dos elementos de estrutura da metacomunidade proposto por Leibold & Mikkelsen (2002) obtidos a partir de uma rotina executada no pacote *metacom* do programa R. Abaixo dos resultados, demonstração dos padrões gerados pela distribuição de espécies entre os locais. IM= Índice de Morisita;  $p < 0,05$ ;  $z$ = estatística que compara o padrão observado ao gerado pelo modelo nulo.

Sumarizando os principais resultados encontrados, demonstramos que para dispersores ativos, o padrão Clementsiano foi observado tanto no período de seca como de cheia. Entretanto, a importância relativa dos fatores espaciais e ambientais foi diferenciada entre os

períodos, em que o espacial foi mais importante na cheia, indicando uma dispersão mais limitada, enquanto na seca, ambos os fatores foram importantes, indicando uma alta dispersão. Por outro lado, encontramos para os dispersores passivos uma distribuição randômica, em que na cheia ambos os fatores foram importantes sugerindo uma alta dispersão nesse período, mas na seca, apenas o componente espacial foi importante, o que indica uma dispersão mais limitada (Tabela 3).

**Tabela 3.** Síntese dos principais resultados encontrados. Fatores estruturadores (partição da variância), modelos baseados nos mecanismos e padrões de distribuição (EMS) de metacomunidades.

	DISPERSÃO ATIVA		DISPERSÃO PASSIVA	
	Cheia	Seca	Cheia	Seca
<b>Fatores estruturadores</b>	espacial	espacial+ambiental	espacial+ambiental	espacial
<b>Modelos de metacomunidades</b>	SS+dispersão limitada	SS+alta dispersão	SS+alta dispersão	SS+dispersão limitada
<b>Padrões de distribuição</b>	Clementsiano	Clementsiano	Randômico	Randômico

#### 4. DISCUSSÃO

A literatura recente indica que o uso de algumas análises em conjunto, acopladas com uma combinação de índices ou de abordagens estatísticas, podem nos auxiliar na compreensão do funcionamento de comunidades biológicas (Meynard *et al.*, 2013). Assim como esses autores, nós mostramos que isso também é verdade para partição da variância (abordagem de mecanismos) e análise da estrutura da metacomunidade (abordagem de padrões), ambas fornecendo informações complementares em relação aos processos que estruturam a metacomunidade bentônica densconstruída pelo modo de dispersão.

Invertebrados de água doce ocorrem em habitats que representam pontos discretos rodeados por uma paisagem terrestre inóspita (Van de Meutter *et al.*, 2006). Portanto, a dispersão pode ser realizada por meio de vários mecanismos, como voo ativo em insetos adultos e dispersão passiva por animais vetores e vento (Bilton *et al.*, 2001) ou, ainda, em eventos de inundação (Junk *et al.*, 1989; Thomaz *et al.*, 2007; Nabout *et al.*, 2009). Em adição às características de dispersão dos organismos, a conectividade espacial de um sistema pode também afetar a distribuição das espécies (Gönroos *et al.*, 2013). Inundações pronunciadas promovem o aumento da conectividade entre os ambientes, o que poderia acarretar na disponibilidade de mais rotas de intercâmbio de espécies entre os ambientes aquáticos (Nabout *et al.*, 2009; Fernandes *et al.*, 2013). A integração dos corpos hídricos pode favorecer, por exemplo, a dispersão do problemático bivalve invasor *Limnoperna fortunei*, em

que uma das principais características apontadas como facilitadoras da ampla distribuição desses indivíduos é a dispersão planctônica das microscópicas larvas (Ricciard, 1998; Oliveira *et al.*, 2004). Nossos resultados acerca dos dispersores passivos estão de acordo com a ideia de que a dispersão é facilitada com a inundação (Thomaz *et al.*, 2007; Nabout *et al.*, 2009), uma vez que durante o período de cheia, tanto os fatores espaciais como ambientais foram importantes, indicando uma alta dispersão, enquanto no período de seca, apenas os fatores espaciais foram significativos, sugerindo uma dispersão mais limitada.

Embora informações sobre a habilidade da busca ativa por habitats apropriados e a direção do voo a tais habitats ainda estejam escassos (Gönroos *et al.*, 2013), dispersores ativos são potencialmente mais eficientes do que os passivos pois são independentes dos vetores e podem ser capazes de ativamente selecionar seus habitats preferidos (Vonesh *et al.*, 2009). Sendo assim, é esperado que os dispersores ativos apresentem menor limitação da dispersão do que os passivos, especialmente durante a seca, quando fatores espaciais e ambientais foram significativos. Além disso, a importância dos fatores ambientais tem sido interpretada como uma maior influência de processos relacionados ao nicho das espécies (Cottenie, 2005). Uma vez que, segundo Rodríguez & Lewis Jr. (1997), processos que operam na escala local dos ambientes podem ser considerados como os maiores determinantes da estrutura das comunidades durante o período de seca em sistemas de rio-planície, a importância dos fatores ambientais durante o período de estiagem condiz com o reconhecimento da planície de inundação do alto rio Paraná como detentora de elevada heterogeneidade ambiental (Thomaz *et al.*, 2004), propiciando assim uma maior disponibilidade de habitats favoráveis ao estabelecimento dos dispersores ativos.

No entanto, durante o período de cheia, os fatores ambientais não foram importantes para os dispersores ativos, o que pode estar relacionado com um aumento da similaridade entre os ambientes e a homogeneização dos mesmos evidenciado por Thomaz *et al.* (2007) com a inundação. Se os ambientes estão muito semelhantes e, ainda, se as condições ambientais durante esse período não estão muito favoráveis ao estabelecimento de muitos invertebrados devido à redução das concentrações de oxigênio dissolvido e aumento do teor de matéria orgânica, como verificado para Chironomidae por Anjos *et al.* (2011), é provável que o estabelecimento dos dispersores ativos tenha sido prejudicado nesse período, o que é sugerido também pela baixa densidade e riqueza registradas na cheia.

Como todas as espécies em uma comunidade raramente respondem a um conjunto idêntico de características ambientais, as estruturas empíricas somente se aproximam das idealizações particulares (Presley *et al.*, 2011). É provável, portanto, que devido aos traços

compartilhados, resultados mais claros podem ser obtidos com o uso de uma abordagem desconstrutiva quando comparados a análises da comunidade como um todo, como sugerido por Algarte *et al.* (2014) em relação a importância relativa de variáveis ambientais e espaciais. O mesmo raciocínio pode ser utilizado para os padrões de distribuição, uma vez que encontramos padrões tão distintos ao compararmos a metacomunidade bentônica de acordo com o modo de dispersão. No entanto, enquanto o pulso de inundação teve forte influência na abordagem baseada em mecanismos para os dispersores ativos e passivos, o mesmo não foi observado em relação aos padrões de distribuição, que foram consistentes entre os períodos hidrológicos, mas distintos entre os modos de dispersão.

Conforme predito, encontramos uma distribuição randômica para os dispersores passivos em ambos os períodos hidrológicos. Heino (2013) também encontrou para dispersores passivos aquáticos uma distribuição randômica, sugerindo que a heterogeneidade ambiental não afeta a segregação ou agregação desse grupo de táxons. Ainda de acordo com esse autor, a distribuição randômica encontrada está de acordo com a ideia de que fracos dispersores não são capazes de acompanhar eficientemente a variação ambiental entre o conjunto de locais (Thompson & Townsend, 2006; Hájek *et al.*, 2011), mas são mais influenciados por processos estocásticos, eventos de extinção relacionados a distúrbios e pela lenta recolonização de locais desnudos. Esses mesmos fatores podem ter refletido não apenas na distribuição randômica dos dispersores passivos em nosso estudo, mas também na menor importância dos fatores ambientais, pois como sugerido esses invertebrados poderiam não acompanhar o gradiente ambiental, e ainda na maior importância dos fatores espaciais, por conta da dispersão mais limitada.

Por outro lado, fatores espaciais são ainda frequentemente relacionados à teoria neutra, teoria essa que não considera diferenças entre os ambientes a serem colonizados (Hubbel, 2001). Tal pressuposto condiz com nossos resultados durante a cheia, pois com o já mencionado efeito de homogeneização (Thomaz *et al.*, 2007), há um aumento da similaridade e da conectividade entre os ambientes aquáticos. Assim, é coerente que, com os ambientes mais semelhantes, os fatores espaciais tenham sido importantes e, com os ambientes mais integrados, os fatores ambientais também tenham sido adicionalmente significativos, indicando uma alta dispersão nesse período de inundação. Essas características podem ainda ter favorecido também a formação de uma distribuição randômica entre invertebrados que passivamente se dispersaram entre as lagoas.

O gradiente Clementsiano encontrado nesse estudo corrobora com o predito de que algum padrão não-randômico seria gerado aos dispersores ativos. Tal padrão tem sido também

reportado em outros trabalhos com diversos grupos biológicos. Por exemplo, Keith *et al.* (2011) encontraram que plantas vasculares britânicas seguiram uma distribuição Clementsiana, assim como Newton *et al.* (2012) em uma savana calcárea. Em estudos com gastrópodes, Presley *et al.* (2010) e Willig *et al.* (2011) também encontraram uma estrutura Clementsiana. Ao investigar 9000 lagos canadenses, Henriques-Silva *et al.* (2013) encontraram que os padrões aninhados e Clementsianos foram os mais comuns para as metacomunidades de peixes, e relacionaram fatores espaciais e biogeográficos históricos como os principais preditores. E ainda em outro estudo com peixes, mas em riachos, Eros *et al.* (2014) também encontraram que os padrões Clementsianos e *quasi*-Clementsianos foram predominantes. Esses resultados sustentam a ideia que a distribuição Clementsiana pode ser um padrão comum a ser encontrado em diferentes locais e organismos na natureza.

Segundo Presley *et al.* (2011), se os limites dos habitats são mais ou menos discretos, metacomunidades ao longo de gradientes que são moldados pela preferência de habitat ou especializações poderiam evidenciar distribuições Clementsianas, com espécies apresentando limites agregados e coincidentes com aqueles dos habitats. Fernandes *et al.* (2013), ao observarem uma estrutura Clementsiana ou *quasi*-Clementsiana no final período de cheia em peixes do pantanal brasileiro, atribuíram uma resposta fisiológica e até mesmo evolutiva compartilhada entre algumas espécies à geração de tal padrão. Similarmente, os dispersores ativos em nosso estudo poderiam se estabelecer nos habitats mais apropriadas ao longo de um gradiente ambiental, como o indicado pela PCA, e a distribuição dessas espécies poderia estar associada ao tal gradiente. Por exemplo, é possível encontrarmos larvas de Chironomidae minadoras de madeira (*Stenochironomus*, *Xestochironomus*) com ocorrência restrita às pequenas lagoas do rio Paraná, que possuem alta disponibilidade de margem e maior entrada de material alóctone (como galhos), favoráveis ao estabelecimento dessas espécies. Alguns táxons encontrados, como *Chironomus*, *Ablabesmyia* e *Polypedilum*, são mais tolerantes às condições menos oxigenadas de lagoas do rio Baía, enquanto outros não suportam tais condições. Afinal, a distribuição de cada espécie é, por fim, determinada por um conjunto de características bióticas e abióticas que coletivamente definem o nicho (Chase & Leibold, 2003). Se os nichos realizados de algumas espécies são similares, a distribuição tenderia a ser agrupada, possibilitando assim a formação de um padrão Clementsiano.

Ainda nessa linha, Henriques-Silva *et al.* (2013) apontaram como uma justificativa ao gradiente Clementsiano encontrado para peixes canadenses uma maior conectividade espacial entre as metacomunidades que apresentaram esse padrão, indicando que as espécies foram menos limitadas pela dispersão e sugerindo que os locais estudados foram mais acessíveis à

recolonização após o fim do período glacial. De acordo com esses autores, se as espécies não são limitadas pela dispersão, mas as lagoas diferem em sua composição (como ocorre no padrão Clementsiano), então o ambiente local poderia estar agindo como um filtro e as espécies poderiam estar distribuídas segundo seus nichos, o que sugere uma perspectiva *species sorting*. De maneira semelhante, apenas os dispersores ativos, menos limitados pela dispersão, apresentaram uma distribuição Clementsiana em nosso estudo. Ainda, também observamos um indicativo de *species sorting* (com alta e baixa dispersão) relacionado ao padrão Clementsiano nos períodos de cheia, e principalmente, de seca, quando os fatores ambientais e espaciais foram igualmente importantes e os dispersores ativos poderiam se estabelecer em seus habitats mais adequados.

Confirmando nossas expectativas, os resultados demonstraram que diferentes mecanismos e padrões de distribuição podem ser reconhecidos em metacomunidades de invertebrados bentônicos entre os modos de dispersão e, ainda, entre os períodos de seca e cheia. Os invertebrados bentônicos da planície de inundação foram regidos, portanto, tanto por processos ambientais como espaciais, de acordo com o modo de dispersão (ativo ou passivo) e também período hidrológico (seca ou cheia). Dessa maneira, ressaltamos a complexidade das comunidades biológicas, cuja melhor compreensão pode depender, como demonstrado, tanto de abordagens desconstrutivas como complementares, e ainda, de como se alteram ao longo do tempo.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 4, 267-289.
- Agostinho AA., Pelicice FM. & Gomes LC. (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 1119-1132.
- Algarte V.M., Rodrigues L., Landeiro V.L., Siqueira T. & Bini L.M. (2014) Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia*, 722, 279–290.
- Armitage P.D., Cranston P.S. & Pinder L.C.V. (1995) *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. London: Chapman, Hall.
- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindstrom E.S., Barnett A. & Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87, 2985-2991.

- Bilton D.T., Freeland J.R. & Okamura B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 159-181.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045–1055.
- Brinkhurst R.O. & Jamieson B.M.G. (1971) *Aquatic Oligochaeta of the world*. Edinburgh, Oliver and Boyd, p. 860.
- Brinkhurst R.O. & Marchese M.R. (1991) *Guia para la identificacion de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centro América*. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Santo Tomé.
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2003) *Ecological Niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clements F.E. (1916) *Plant succession, an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial process in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175–1182.
- Damschen E.I., Brudvig L.A., Haddad N.M., Levey D.J., Orrock J.L. & Tewksbury J.J. (2008). The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19078–19083.
- De Bie T., De Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris G., Ercken D., Hampel H., Denys L., Vanhecke L, Van der Gucht, Van Wichelen J., Vyverman W. & Declerck S.A.J. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15, 740–747.
- Diamond J.M. (1975) Assembly of species communities. In: Cody M.L., Diamond J.D. (Ed). *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, p. 342–444.
- Epler J.H. (2001) *Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina*. Crawfordville: Special Publication SJ2001-SP13.
- Erös T., Sály P., Takács P., Higgins C.L., Bíró P. & Schmera D. (2014) Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia*, 722, 31–43.
- Fernandes I.M., Henriques-Silva R., Penha J., Zuanon J. & Peres-Neto P.R. (2013). Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography*, 37, 1–12.
- Funk A., Schiemer F. & Reckendorfer W. (2013) Metacommunity structure of aquatic gastropods in a river floodplain: the role of niche breadth and drift propensity. *Freshwater Biology*, 58, 2505–2516.
- Gilpin M.E. & Hanski I.A. (1991) *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London.
- Gleason H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7-26.
- Gonzalez A. (2009) *Metacommunities: Spatial Community Ecology*. In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley and Sons Inc, Chichester.

- Grönroos M., Heino J., Siqueira T., Landeiro V.L., Kotanen J. & Bini L.M. (2013) Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution*, 3, 4473–4487.
- Hájek M., Roleček J., Cottenie K., Kintrová K., Horsák M., Poulíčková A., Hájková P., Franková M. & Díte D. (2011) Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography*, 38, 1683–1693.
- Heino J. (2005) Metacommunity patterns of highly diverse stream midges: gradients, checkerboards, and nestedness, or is there only randomness? *Ecological Entomology*, 30, 590–599.
- Heino J. & Mykrä H. (2008) Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology*, 33, 614–622.
- Heino J. (2013) Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates *Ecology and Evolution*, 3, 344–355.
- Henriques-Silva R., Zoe L. & Peres-Neto P.R. (2013) A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology*, 94, 627–639.
- Holt R.D. (1993) Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In: Ricklefs R. & Schluter D. (Ed). *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL, p. 77–88.
- Holyoak M., Leibold M.A. & Holt R.D. (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hubbell S.P. (2001) *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river floodplain systems. In: Dodge D.P. (Ed.). *Proceedings of the International Large River Symposium*. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110–127.
- Keith S.A., Newton A.C., Morecroft M.D., Golicher D.J. & Bullock J.M. (2011) Plant metacommunity structure remains unchanged during biodiversity loss in English woodlands. *Oikos*, 120, 302–310.
- Landeiro V.L., Bini L.M., Melo A.S, Pes A.M.O. & Magnusson W.E. (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology*, 57, 1554–1564.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical ecology*, Elsevier.
- Leibold M.A. & Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97, 237–250.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M. & Hoopes M.F. (2004) The metacommunity concept: a framework for multiscale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Logue J.B., Mouquet N., Peter H. & Hillebrand H. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 482–491.



- Marquet AP., Fernández M., Navarreta S.A. & Valdovinos C. (2004) *Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns*. In: *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Lomollino M. & Haeney L (Ed). Sinauer Associates: Massachusetts, p. 191-210.
- Martin P., Martinez-Ansemil E, Pinder A., Timm T. & Wetzel M.J. (2008) Global diversity of oligochaetous clitellates (“Oligochaeta”:Clitellata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 117-127.
- Meynard C.N., Lavergne S., Boulangeat I., Garraud L., Van Es J., Mouquet N. & Thuiller W. (2013) Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 40, 1560–1571.
- Montanholi-Martins M.C. & Takeda A.M. (1999) Communities of benthic oligochaetes in relation to sediment structure in the Upper Paraná River, Brazil. *Studies Neotropical Fauna & Environment*, 34, 52-58.
- Mouquet N. & Loreau M. (2002) Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist*, 159, 420- 426.
- Nabout J.C., Siqueira T., Bini L.M. & Nogueira I.S. (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica*, 35, 720–726.
- Newton A.C, Walls R.M, Golicher D., Keith S.A., Diaz A. & Bullock J.M. (2012) Structure, composition and dynamics of a calcareous grassland metacommunity over a 70-year interval. *Journal of Ecology*, 100, 196–209.
- Oliveira M.D., Takeda A.M., Barros L.F., Barbosa D.S. & Resende E.K. (2006) Invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) of the Pantanal wetland, Brazil. *Biological Invasions*, 8, 97-104.
- Pandit S.N., Kolasa J. & Cottenie K. (2009) Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, 90, 2253-2262.
- Patterson B.D. & Atmar W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65–82.
- Pereira D., Mansur M.C.D. & Pimpão D.M. (2012) Identificação e diferenciação dos bivalves límnicos invasores dos demais bivalves nativos do Brasil. In: Mansur M.C., Santos C.P., Pereira D., Paz I.C.P., Zurita M.L.L., Rodriguez M.T.R., Nehrke M.V. & Bergonci P.E.A. *Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle*. Redes Editora, Porto Alegre, p. 75-94.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2625.
- Pes A.M.O., Hamada N. & Nessimian J.L. (2005) Chave de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônica Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49, 181-204.
- Poff N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 391-409.

- Presley S.J., Higgins C.L., López-González C. & Stevens R.D. (2009) Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*, 160, 781–793.
- Presley S.J., Higgins L.C. & Willig M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119, 908–917.
- Presley J.S., Willig M.R., Bloch C.P., Castro-Arellano I., Higgins C.L. & Klingbeil B.T. (2011) A Complex Metacommunity Structure for Gastropods Along an Elevational Gradient. *Biotropica*, 43, 480–488.
- R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012.
- Ricciardi A. (1998) Global range expansion of the asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling*, 13, 97–106.
- Righi G. (1984) Oligochaeta. In: Schaden R. (Ed.). *Manual de identificação de invertebrados límnicos do Brasil*. CNPq, Brasília. p. 48.
- Rodríguez M.A. & Lewis Jr. W.M. (1997) Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67, 109–128.
- Salles F.F. (2006) A ordem Ephemeroptera no Brasil (Insecta): Taxonomia e Diversidade. Viçosa, UFV, (Tese).
- Shipley B. & Keddy P.A. (1987) The individualistic and community unit concepts as falsifiable hypotheses. *Vegetatio*, 69, 47–55.
- Shurin J.B., Cottenie K. & Hillebrand H. (2009) Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia*, 159, 151–159.
- Simberloff D. (1983) Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *American Naturalist*, 122, 626–635.
- Siqueira T., Bini L.M., Roque F.O., Couceiro S.R.M., Trivinho-Strixino S. & Cottenie K. (2012) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35, 183–192.
- Souza Filho E.E. & Stevaux J.C. (1997) Geologia e Geomorfologia do complexo rio Baía, Curutuba, Ivinhema. In: Vazzoler A.E.A.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S. (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná*. Maringá, Pr. EDUEM, p. 460.
- Souza Filho E.E. (2009) Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 707–716.
- Statsoft (2005) *Statistica (data analysis software system)*, version 7.1, [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)
- 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., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C. & Rocha R.R.A. (2004) Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S. (Ed.). *The upper Paraná river and its floodplain, physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, Netherlands: Backhuys Publishers.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579, 1–13.

- Thompson R. & Townsend C.R. (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75, 476–484.
- Tilman D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press.
- Trivinho-Strixino S. & 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.
- Van De Meutter F., Stoks R. & De Meester L. (2006) Lotic dispersal of lentic macroinvertebrates. *Ecography*, 29, 223-230.
- Van De Meutter F., De Meester L. & Stoks R. (2007) Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology*, 88, 1687-1695.
- Vanschoenwinkel B., De Vries C., Seaman M. & Brendonck L. (2007) The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos*, 116, 1255- 1266.
- Vonesh J.R., Kraus J.M., Rosenberg J.S. & Chase J.M. (2009) Predator effects on aquatic community assembly: disentangling the roles of habitat selection and post-colonization processes. *Oikos*, 118, 1219–1229.
- Wentworth C.K. (1922) A escale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal Geology*, 30, 377-392.
- Willig M.R., Presley S.J., Bloch C.P., Castro-Arellano I., Cisneros L.M., Higgins C.L. & Klingbeil B.T (2011) Tropical metacommunities along elevational gradients: effects of forest type and other environmental factors. *Oikos*, 120, 1497–1508.
- Wilson D.S. (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73, 1984–2000.
- Winegardner A.K., Jones B.K., Ng I.S.Y, Siqueira T. & Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 253–254.

APÊNDICE A – **Tabela S1.** Presença e ausência das espécies com dispersão ativa e passiva nos períodos de cheia e seca.

<b>DISPERSÃO ATIVA</b>		
	<b>Cheia</b>	<b>Seca</b>
<b>CHIRONOMIDAE</b>		
<i>Ablabesmyia (Karelia) sp.1</i>	X	X
<i>Asheum</i> (Sublette, 1964)	X	X
<i>Axarus</i> Roback, 1980		X
<i>Caladomyia ortonii</i> Säwedall, 1981	X	X
<i>Caladomyia</i> tipo h	X	
<i>Chironomus antonioi</i> Correia & Trivinho-Strixino, 2007		X
<i>Chironomus fittkai</i> Correia & Trivinho-Strixino, 2007	X	X
<i>Chironomus gigas</i> Reiss, 1974	X	X
<i>Chironomus gr salinarius</i>	X	X
<i>Chironomus inquinatus</i> Correia et al. 2006		X
<i>Chironomus paragigas</i> Reiss, 1974	X	X
<i>Chironomus sancticaroli</i> Strixino & Strixino, 1982		X
<i>Chironomus strenzkei</i> Fittkau, 1968	X	X
<i>Chironomus</i> tipo f		
<i>Chironomus</i> tipo h	X	X
<i>Cladopelma forcipis</i> Rempel, 1939	X	X
<i>Coelotanytus sp.1</i> Kieffer, 1913		X
<i>Coelotanytus sp.2</i> Kieffer, 1913	X	X
<i>Cryptochironomus reshchikov</i> Silva et al., 2010	X	X
<i>Demicryptochironomus</i> Lenz, 1941	X	
<i>Dicrotendipes sp.1</i>		X
<i>Dicrotendipes sp.2</i>		X
<i>Dicrotendipes sp.3</i>		X
<i>Endotribelos sp.2</i>	X	X
<i>Endotribelos sp.3</i>	X	X
<i>Fissimentum sp.2</i>	X	X
<i>Goeldichironomus holoprasinus</i> (Goeldi, 1905)		X
<i>Goeldichironomus neopictus</i> Trivinho-Strixino & Strixino, 1998	X	X
<i>Goeldichironomus petiolicola</i> Trivinho-Strixino & Strixino, 2005	X	
<i>Goeldichironomus</i> tipo b		X
<i>Gynnometriocnemus</i> Goetghebuer, 1932		X
<i>Nilothauma sp.1</i>		X
<i>Oukuriella jatai</i> Trivinho-Strixino & Messias, 2005		X
<i>Parachironomus cayapo</i> Spies, Fittkau & Reiss, 1994		X
<i>Parachironomus longistilus</i> Paggi, 1977		X
<i>Paralauterborniella</i> Lenz, 1941	X	X
<i>Pelomus psamophilus</i> Trivinho-Strixino & Strixino, 2008		X
<i>Polypedilum (T.) sp.3</i>		X
<i>Polypedilum (T.) sp.4</i>	X	X
<i>Polypedilum sp.4</i>	X	

<i>Procladius</i> tipo b	X	X
<i>Stempellina</i> Thienemann & Bause, 1913		X
<i>Stenochironomus</i> Kieffer, 1919	X	X
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1918		X
<i>Tanypus</i> sp.2		X
<i>Tanypus stellatus</i> Coquillett, 1902		X
<i>Tanytarsus giovannii</i> Sanseverino & Trivinho-Strixino	X	X
<i>Tanytarsus</i> tipo d	X	X
<i>Tanytarsus</i> tipo e	X	X
<i>Xestochironomus</i> Borkent, 1984	X	X
<i>Zavreliella</i> sp.1		X
<b>TRICHOPTERA</b>		
Família X	X	
<i>Ceratomyza</i>		X
<i>Hidrotia</i>	X	
<i>Cynotia</i>		X
<b>EPHEMEROPTERA</b>		
<i>Campuriscus</i>	X	X
<i>Tricorythodes</i>	X	
<i>Tricorythopsis</i>	X	
<b>RIQUEZA</b>	<b>33</b>	<b>49</b>

---

**DISPERSÃO PASSIVA**

---

**BIVALVIA**

<i>Corbicula fluminea</i> (Müller)		X
<i>Limnoperna fortunei</i> (Dunker, 1857)	X	X
<i>Psidium</i>	X	X
<b>OLIGOCHAETA</b>		
<i>Aulodrilus pigueti</i> Kowalewski, 1914	X	X
<i>Bratislavia unidentata</i> Harman, 1973		X
<i>Dero (Aulophorus) borelli</i> Michaelsen, 1900		X
<i>Dero (Dero) sawayai</i> Marcus, 1943	X	
<i>Dero</i> sp1		X
<i>Haemonais waldvogeli</i> (Brescher, 1900)	X	
<i>Nais communis</i> Piguet, 1906	X	
<i>Paranadrilus descolei</i> Gavrillov, 1955	X	X
<i>Pristina americana</i> Cernosvitov, 1937	X	X
<i>Pristina proboscidea</i> (Beddard, 1896)	X	
<i>Slavina evelinae</i> (Marcus, 1942)	X	X
<b>RIQUEZA</b>	<b>10</b>	<b>10</b>

APÊNDICE B – **Tabela S2.** Resultados gerados a partir da análise dos elementos da estrutura da metacomunidade propostos por Leibold e Mikkelsen (2002).

	DISPERSÃO PASSIVA		DISPERSÃO ATIVA	
	Cheia	Seca	Cheia	Seca
<b><i>Coherence</i></b>				
Ausências embutidas	5	8	74	227
z	1.47	0.96	2.30	2.53
p	0.14	0.34	0.02	0.01
sim.mean	12.31	13.50	113.14	292.86
sim.sd	4.96	5.73	16.98	25.98
Método	r1	r00	r00	r00
<b><i>Turnover</i></b>				
Substituições	35	102	1415	8839
z	1.83	1.70	2.93	1.97
p	0.07	0.09	0.00	0.05
sim.mean	100.23	169.75	4090.52	14799.18
sim.sd	35.63	39.89	914.70	3020.21
Método	r1	r00	r00	r00
<b><i>Boundary Clumping</i></b>				
Índice de Morisita	3.40	3.45	2.58	4.83
p	0.00	0.00	0.00	0.00
G.L.	7	7	30	46
<b>PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO</b>	Randômico	Randômico	Clementsiano	Clementsiano

Sim.mean= média das simulações; sim.sd= desvio-padrão das simulações; G.L.= graus de liberdade.