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

EDUARDO RIBEIRO DA CUNHA

Separando os efeitos diretos e indiretos da complexidade e heterogeneidade de *habitat* sobre a riqueza de espécies e abundância de macroinvertebrados aquáticos

Maringá
2013

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

EDUARDO RIBEIRO DA CUNHA

Separando os efeitos diretos e indiretos da complexidade e heterogeneidade de *habitat* sobre a riqueza de espécies e abundância de macroinvertebrados aquáticos

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 de título de Mestre em Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá
2013

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

C972s

Cunha, Eduardo Ribeiro da, 1987-

Separando os efeitos diretos e indiretos da complexidade e heterogeneidade de *habitat* sobre a riqueza de espécies e abundância de macroinvertebrados aquáticos / Eduardo Ribeiro da Cunha. -- Maringá, 2013.

43 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. Comunidades, Dinâmica de - Nicho ecológico - Complementaridade - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Macrófitas aquáticas - *Habitat* - Estruturação - 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. -577.8209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Maria Salete Ribelatto Arita CRB 9/858
João Fábio Hildebrandt CRB 9/1140

EDUARDO RIBEIRO DA CUNHA

Separando os efeitos diretos e indiretos da complexidade e heterogeneidade de *habitat* sobre a riqueza de espécies e abundância de macroinvertebrados aquáticos

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 de título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Luis Mauricio Bini
Universidade Federal de Goiás - UFG

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira
Universidade Tecnológica Federal do Paraná - UTFPR

Aprovada em: 04 de março de 2013.
Local da defesa: Anfiteatro Prof. "Keshiyu Nakatani", Bloco G-90, *Campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Aos grandes sonhadores, que por completo dedicam suas vidas às suas próprias imaginações.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e amigo, Sidinei Magela Thomaz, pelo auxílio incondicional, companheirismo, paciência, extrema compreensão e particularmente, pelos trocadilhos cômicos que tornam os dias sempre melhores!
À todos os amigos e companheiros de laboratório;
à todos os professores, que de alguma forma contribuíram para minha formação acadêmica, em especial àqueles inspiradores e muitas vezes amigos Sidinei Magela Thomaz, Luiz Carlos Gomez, Ângelo Antônio Agostinho e Carolina Viviana Minte Vera;
ao Roger Paulo Mormul, pela amizade, discussões contínuas e constante companheirismo;
aos professores André Andrian Padial e Fernando Mayer Pelicice por sugestões ainda no desenvolvimento do projeto;
aos professores Luis Maurício Bini e Edson Fontes de Oliveira por contribuições substanciais no manuscrito;
à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES);
ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA);
à Aldenir Cruz, Jocemara C. dos Santos pela ajuda incondicional;
à Biblioteca Setorial do Nupélia, especialmente à Maria Salete Ribelatto Arita e João Fábio Hildebrandt;
ao Nupélia, por toda a infra-estrutura;
à todos os outros amigos, companheiros de pós graduação, que foram importantíssimos em minha formação, Igor P. Affonso, Diego C. Alves, Flávio Henrique Ragonha, Fábio Misse, Nadson R. Simões, dentre muitos mais;
aos meus pais pela educação e apoio constante;
à Thays Pretti ("Nega"), minha companheira e fortaleza de todos os momentos.

Mais tarde, ao analisar com atenção o que eu era, e vendo que podia presumir que não possuía corpo algum e que não havia mundo algum, ou lugar onde eu existisse, mas que nem por isso podia supor que não existia; e que, ao contrário, pelo fato mesmo de eu pensar em duvidar da verdade das outras coisas, resultava com bastante evidência e certeza que eu existia.

(René Descartes – O discurso do método)

Separando os efeitos diretos e indiretos da complexidade e heterogeneidade de *habitat* sobre a riqueza de espécies e abundância de macroinvertebrados aquáticos

RESUMO

Tanto a complexidade quanto a heterogeneidade de *habitat* são reconhecidas por elevar a riqueza de espécies. Os mecanismos propostos que afetam os padrões de abundância e diversidade de espécies diferem entre ambas as variáveis: a complexidade interfere elevando a abundância de alimento e refúgio e a heterogeneidade proporciona a complementaridade de nicho. Utilizamos manchas com 25cm^2 de macrófitas artificiais variando em complexidade e heterogeneidade para investigar a contribuição dessas variáveis sobre a abundância e riqueza de espécies de macroinvertebrados associados. Utilizamos como complemento para a explicação da abundância a clorofila-a do perifíton, enquanto para a riqueza de espécies usamos a clorofila-a do perifíton e a abundância de organismos. Regressões lineares e o critério de informação de Akaike foram utilizados para investigar essas relações. Nossos resultados demonstram que a riqueza de taxa de invertebrados associados está positivamente relacionada com o aumento da complexidade estrutural de *habitat*, embora o número de indivíduos tenha sido a variável com maior explicação. O número de organismos, por sua vez, é mais influenciado pela disponibilidade de energia, demonstrada aqui pela clorofila-a, a qual aumenta com a complexidade de *habitat*. Já a heterogeneidade não teve efeito sobre a riqueza de taxa. Tais resultados sugerem que por meio dos mecanismos associados a complexidade é mais importante que heterogeneidade na determinação dos padrões de abundância e riqueza de espécies de invertebrados associados em pequenas escalas espaciais representadas por nossos experimentos.

Palavras-chave: Macrófitas artificiais. Alto Rio Paraná. Complementaridade de nicho. Amostragem passiva. Disponibilidade de alimento.

Disentangling direct and indirect effects of *habitat* complexity and heterogeneity on species richness and abundance of aquatic macroinvertebrates

ABSTRACT

Both habitat complexity and habitat heterogeneity are known to positively affect abundance and species richness. Mechanisms suggested to underlying these patterns are different between both factors: complexity increase food and refuge availability, and heterogeneity provide niche complementarily. We varied complexity and heterogeneity in small patches of artificial macrophytes ($25cm^2$) to assess the contribution of these variables on abundance and species richness of associated macroinvertebrates. We additionally measured chlorophyll-a from colonizing periphytic algae as a complementary variable to explain macro-invertebrate abundance; chlorophyll-a and individual abundance was complementarily used to explain species richness. We used linear regressions and Akaike Information Criterion to assess these relationships. Our results show that species richness of macroinvertebrates is positively associated with habitat complexity, although individual abundance is the best variable explaining species richness. Individual abundance is greatly influenced by energy availability, represented by chlorophyll-a, which increases with habitat complexity. Heterogeneity does not have any substantial effects on species richness or individual abundance. These results suggests that, habitat complexity, by underlying mechanisms (e.g., food and refuge availability), is more important than habitat heterogeneity to explain increasing species richness and individual abundance in small spatial scales.

Keywords: Artificial macrophytes. Upper Parana River. Niche complementarity. Passive sampling effect. Food availability.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Biology*. Disponível em:
<http://www.blackwell-synergy.com/loi/fwb>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 11
2 MATERIAIS E MÉTODOS 14
2.1 ÁREA DE ESTUDO 14
2.2 MACRÓFITAS ARTIFICIAIS..... 14
2.3 PREPARAÇÃO DOS TRATAMENTOS EXPERIMENTAIS..... 15
2.4 ANÁLISE DE DADOS 17
3 RESULTADOS 19
4 DISCUSSÃO 23
4.1 COMPLEXIDADE DE *HABITAT*..... 31
4.2 HETEROGENEIDADE DE *HABITAT*..... 23
4.3 MODELO CONCEITUAL..... 25
REFERÊNCIAS 26
APÊNDICE 1 - Mapa da planície de inundação do Alto Rio demonstrando a lagoa onde o experimento foi desenvolvido. 37..... 37
APÊNDICE 2 - Fotografia demonstrativa da comunidade perifítica em macrófitas artificiais após 60 dias de colonização em uma lagoa conectada da planície de inundação do Alto Rio Paraná. As imagens demonstram bancos homogêneos de menor (A) e maior complexidade estrutural (B), assim como um banco heterogêneo de complexidade estrutural intermediária (C)..... 38
APÊNDICE 3 - Modelos ranqueados pelo Critério de Informação da Akaike para predizer a abundância e riqueza de taxa de invertebrados, predadores e não predadores..... 39

1 INTRODUÇÃO

Um dos maiores desafios da Ecologia é a compreensão dos fatores que controlam a diversidade de espécies. A análise da complexidade do *habitat* no sentido mais amplo, i.e., a estruturação oferecida por elementos físicos no ambiente, tem sido um dos focos em Ecologia por afetar padrões de distribuição e interações entre espécies (McCoy e Bell 1991; Kovalenko et al. 2012; Tokeshi e Arakaki 2012). Tal complexidade está relacionada à variação da abundância/densidade de elementos físicos (McCoy e Bell 1991; Tokeshi e Arakaki 2012), referindo-se muitas vezes à disponibilidade de micro-habitat no ambiente (Mcnett e Rypstra 2000). Em geral, os *habitat* mais complexos tendem a apresentar maior riqueza de espécies e abundâncias de organismos (Hixon e Menge 1991; Tanigushi et al. 2003; Thomaz et al. 2008), padrões os quais estão associados ao aumento na quantidade de sítios de forrageio, reprodução (Johnson 2007) e refúgio contra predadores (Hixon e Menge 1991; Warfe e Barmuta 2006). Embora a complexidade de *habitat* apresente um efeito positivo sobre a abundância de organismos, sua magnitude pode ser atenuada quando abundâncias elevadas garantem aumento na taxa de encontro predador-presa (Humphries et al. 2011) ou mesmo quando a abundância de predadores é também favorecida pela complexidade (Diehl e Kornijów 1997).

Complementarmente, a heterogeneidade de *habitat* também é responsável pelo aumento na diversidade de espécies. Em geral, a riqueza de espécies é maior em áreas heterogêneas do que naquelas mais homogêneas (e.g., Ricklefs e Lovette 1999; Matias et al. 2010a). De forma simplificada, o aumento da heterogeneidade diz respeito ao aumento no número de diferentes *habitat* (Hart e Horwitz 1991), o que proporciona, por exemplo, a complementaridade de nicho. Assim, o principal pressuposto dessa relação consiste no aumento da chance de oferecer recursos únicos e complementares, que podem ser requerimentos para espécies particulares que podem coexistir nessas condições. Dessa forma, a heterogeneidade de *habitat* eleva a riqueza de espécies por favorecer um maior número de espécies com requerimentos ambientais restritos ou que dependam da utilização de recursos específicos (MacArthur e MacArthur, 1961; MacArthur e Levins 1964; Hart e Horwitz 1991).

Embora a diferenciação entre a complexidade e a heterogeneidade seja aparentemente simples (Tokeshi e Arakaki 2012), na prática, a separação de seus efeitos é difícil, tornando escassas as investigações com esse enfoque (McCoy e Bell 1991). Essa dificuldade se deve, em parte, ao fato de haver fatores que covariam com a complexidade, o que dificulta a avaliação de seu efeito sobre a diversidade. Por exemplo, em geral a área aumenta com a

complexidade do *habitat*, podendo confundir o efeito do primeiro fator através de uma relação espécie-área (Attrill et al. 2000; Johnson et al. 2003; Thomaz et al. 2008). O mesmo pode ocorrer quando mais indivíduos são amostrados em *habitat* mais complexos (i.e., efeito de amostragem; Connor e McCoy 1979; Thomaz et al. 2008), ou mesmo, quando a disponibilidade de energia (alimento) aumenta com a complexidade (relação espécie-energia; Wright 1983; Warfe e Barmuta 2006).

Ambientes aquáticos têm sido cenário para o avanço na compreensão das relações diversidade-complexidade (Tokeshi e Arakaki 2012). Nesses ecossistemas, as macrófitas são responsáveis pela estruturação do *habitat* e representam um gradiente de complexidade quantitativa para organismos associados, tais como, invertebrados (Takeda et al., 2003; Dibble e Thomaz 2009). Além de proporcionar um aumento da complexidade de *habitat*, a combinação entre diferentes espécies de macrófitas contribui também para o aumento da heterogeneidade ambiental, constituindo um mosaico na paisagem. Muitas vezes, diferentes espécies de macrófitas apresentam composições de invertebrados associados diferenciadas (Takeda et al. 2003), demonstrando, em certos ambientes, alguma evidência em favor da seleção de *habitat*. Por exemplo, estudos utilizando estruturas artificiais que imitam macrófitas demonstram que a heterogeneidade é um importante fator que controla a riqueza de taxa de gastropoda em ecossistemas marinhos (Matias et al 2010a).

Embora existam vários estudos sobre complexidade de *habitat* que utilizaram macrófitas naturais (e.g., Warfe e Barmuta 2006; Thomaz et al. 2008), macrófitas artificiais também têm sido utilizadas com esse intuito (Jeffries et al. 1993; Matias et al. 2010a-b; Mormul et al. 2011). As vantagens das últimas se devem à possibilidade de controlar possíveis fontes de variação e confusão como, por exemplo, os níveis de complexidade e heterogeneidade ou mesmo o aumento da área com a complexidade (Tanigushi et al. 2003; Matias et al. 2010a-b). Em pequenas escalas (i.e., pequenos estandes), complexidade e heterogeneidade afetam os padrões de diversidade de invertebrados associados (e.g., Tanigushi et al. 2003; Matias et al. 2010a), assim como a energia disponível no sistema (e.g., perífiton; Schneck et al. 2011) e o esforço amostral (Thomaz et al. 2008). No entanto, investigações experimentais manipulativas raramente são empregadas para dissociar o efeito desses aspectos.

Neste trabalho, investigamos experimentalmente a associação entre a abundância e a riqueza de taxa de invertebrados e a variação na complexidade e heterogeneidade de *habitat* em pequenos estandes de macrófitas artificiais. Testamos as seguintes hipóteses: (i) a riqueza de taxa e a abundância de indivíduos são positivamente correlacionadas com a complexidade

e a heterogeneidade de *habitat*; (ii-a) o aumento da complexidade e da heterogeneidade afetam a riqueza de espécies através da disponibilidade de alimento por efeito de amostragem passiva; (ii-b) o aumento da complexidade e da heterogeneidade afetam a abundância através da disponibilidade de alimento.

A complexidade *habitat* neste estudo é definida pela abundância de elementos geradores da estrutura física do *habitat* e a mesma pode ser obtida pela fragmentação progressiva de uma forma simples geradora de *habitat* (*sensu* Tokeshi e Arakaki 2012). Essa complexidade de *habitat* pode ser representada pela dimensão fractal cumulativa das macrófitas artificiais que compõem o estande. A heterogeneidade, por sua vez, é conceituada como a variedade de elementos geradores de complexidade (*sensu* Addicott et al. 1987; Tokeshi e Arakaki 2012), a qual é caracterizada neste estudo pelo número de diferentes níveis de complexidade (i.e., diferentes macrófitas) que compõem um estande.

Com base nas hipóteses citadas acima, as seguintes predições foram esperadas, baseadas nos respectivos raciocínios: (i) a abundância de organismos e diversidade de taxa aumenta com a dimensão fractal dos estandes de macrófitas artificiais, o que pode ser explicado pelo aumento da abundância de micro-habitat (i.e., maior disponibilidade de refúgio, sítios de forrageio, etc.); (ii) a abundância de organismos e a diversidade de taxa aumentam com a diversidade de estruturas dos estandes de macrófitas artificiais, o que pode ser explicado pela complementaridade de nicho (i.e., aumento da taxa com as exigências específicas para um determinado nível de complexidade, por exemplo, relação de dependência entre tamanho do corpo e a utilização micro-habitat); (iii) a abundância de organismos e a riqueza de taxa aumentam com as concentrações de clorofila-a do perifíton, o que pode ser explicado pelo aumento da quantidade de recurso alimentar (i.e., a energia disponível) e, consequentemente, aumento na variedade de recurso alimentar; (iv) a riqueza taxa de invertebrados aumenta com o número de indivíduos (i.e., abundância), o que pode ser explicado pelo aumento da chance de encontrar um novo táxon na medida em que o total de indivíduos amostrados aumenta.

Adicionalmente, para auxiliar na interpretação de alguns resultados encontrados, testamos *ad hoc* as mesmas hipóteses considerando separadamente invertebrados predadores e não predadores. Tal abordagem foi baseada em modelos teóricos (Diehl e Kornijów, 1997), considerando que predadores e não predadores invertebrados podem apresentar padrões levemente distintos em gradientes de complexidades *habitat*.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

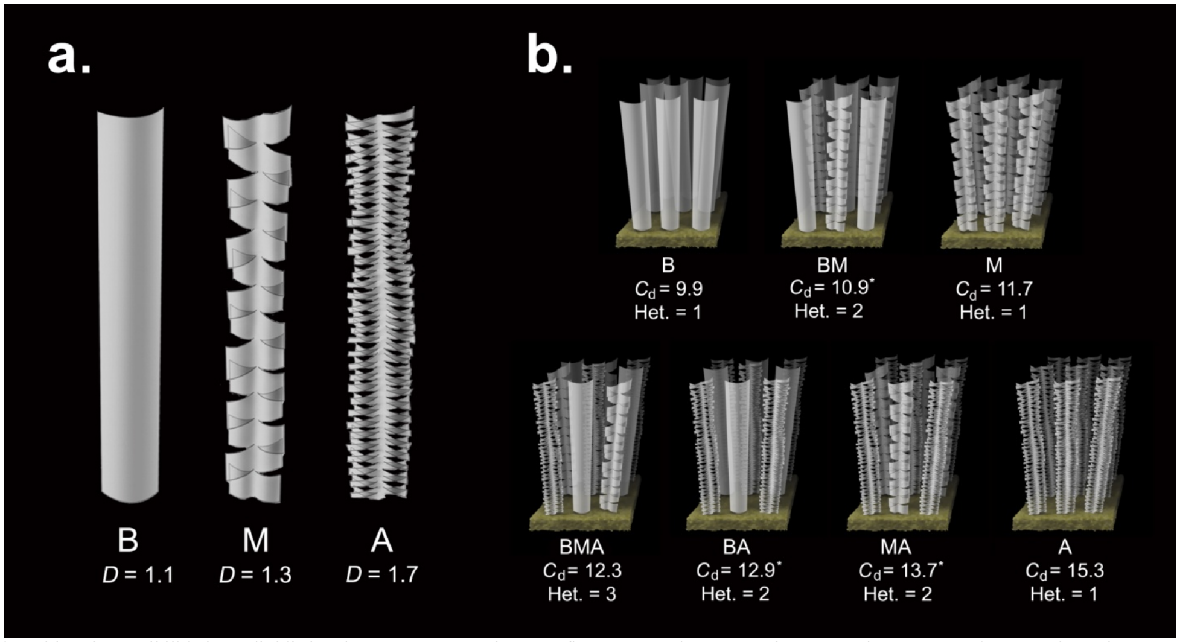
O experimento foi realizado em uma lagoa permanente conectada ao Alto Rio Paraná (22º46'44,7"S; 53º20'56,8"W; apêndice 1). A lagoa apresenta aproximadamente 100 m de extensão, 0,1 ha de área e profundidade média de 2,1 m. A colonização por macrófitas garante alta heterogeneidade e complexidade de *habitat*. Os estandes de macrófitas são multiespecíficos formados por *Eichhornia crassipes* (Mart. Solms.), *Oxycarium cubense* (Poepp. & Kunth) Palla e *Salvina* spp.

2.2 MACRÓFITAS ARTIFICIAIS

Estudos anteriores demonstram que o uso estruturas artificiais em investigações sobre relações entre complexidade de *habitat* e atributos de comunidade são bem sucedidos (Jeffries et al. 1993; Tanigushi et al. 2003; Mormul et al. 2011). Esse procedimento permite manipular os fatores de interesse e controlar o efeito de fatores de confusão, possibilitando: (i) a fácil manipulação dos níveis de complexidade estrutural (Mormul et al. 2011); (ii) o controle da área disponível para colonização (Matias et al. 2010b; Tokeshi 1999; Tanigushi et al. 2003), (iii) o controle do estágio de sucessão da comunidade de organismos associados (Thomaz et al. 2008) e (iv) o controle da influência da biologia das plantas (e.g., liberação de compostos orgânicos e inorgânicos).

As macrófitas artificiais foram produzidas a partir de tiras de plástico PVC com dimensões 30 m x 150 mm x 0,3 mm e seguiram o procedimento de Mormul et al. (2011) e Tanigushi et al. (2003). Para simular três diferentes espécies de macrófitas, variamos a complexidade estrutural das tiras plásticas (baixa, média e alta) controlando o número de cortes paralelos nas laterais. O nível de baixa complexidade (B) estrutural não apresentou cortes laterais, o de média complexidade (M) estrutural apresentou cortes laterais a cada 5 mm, e o de alta complexidade (A) estrutural apresentou cortes laterais a cada 1mm (Figura 1a). Após os cortes laterais a área de superfície total das macrófitas artificiais foi recalculada para quantificar o aumento causado por esse procedimento. Correções da área superficial após os cortes não foram necessárias, pois o aumento foi inferior a 3% da área total. Para quantificar a complexidade de cada tipo de macrófita artificial utilizamos a dimensão fractal (detalhes em: Li 2000; Haley et al. 2004). Para tanto, macrófitas artificiais foram escaneadas, convertidas em silhuetas e o índice de dimensão fractal (*D*) foi calculado a partir do método de *box-counting*, no software Fractop v.0.3 (Jelinek et al. 2003). Esse método consiste na

sobreposição da imagem por uma grade de quadrados com lado de tamanho *s* e sucessiva contagem de quadrados ocupados (*N*); *D* é dada pelo coeficiente angular da relação entre log N_s e log (1/s). Os valores médios da dimensão fractal foram de 1,1 para as de baixa complexidade, 1,3 para as de média complexidade e 1,7 para as de alta complexidade. Comparativamente, essas complexidades se assemelham às oferecidas por espécies de macrófitas que ocorrem na planície, e.g., pecíolos de *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc. (*D* = 1.18; Thomaz et al. 2008), caules e folhas de *Egeria densa* Planch. (*D* = 1.29; Ferreiro et al. 2011) e raízes submersas de *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth (*D* = 1.65; Dibble e Thomaz 2009).



*Devido à impossibilidade se dividir igualmente o número de macrófitas no estande entre as duas "espécies", os estandes assumiram duas conformações. A primeira: BM (4+5); BA = (4+5); e MA = (4+5); e a segunda: BM (5+4); BA = (5+4); e MA = (5+4), que diferiu levemente quanto à C_d (10,7, 12,3 e 13.3 respectivamente).

Figura 1. Macrófitas artificiais de complexidade baixa (B), média (M) e alta (A) utilizadas para construir estandes utilizados para colonização de invertebrados associados (a.). Estandes formados por diferentes combinações de macrófitas artificiais com seus respectivos valores de complexidade (dimensão fractal cumulativa - C_d) e heterogeneidade (número de diferentes estruturas) de *habitat* (b.).

2.3 PREPARAÇÃO DOS TRATAMENTOS EXPERIMENTAIS

Pequenos estandes de macrófitas submersas artificiais foram produzidos para simular a complexidade e a heterogeneidade de estandes de macrófitas naturais. Os estandes artificiais foram constituídos de nove macrófitas artificiais, cada uma representada por uma tira de plástico, fixadas em uma fina base de espuma celulósica (Figura 1b). Em cada estande, as

macrófitas foram igualmente dispostas em 3 fileiras paralelas com 3 macrófitas cada. A heterogeneidade do estande foi manipulada variando o número de "espécies" de macrófitas artificiais que o compunham, resultando assim em estandes monoespecíficos (1 "espécie") e multiespecíficos (2 ou 3 "espécies"; Figura 1b). A abundância relativa das "espécies" de macrófitas artificiais nos estandes foi mantida o mais equitativa possível (*, Figura 1). A posição de cada macrófita artificial no estande foi determinada com auxílio de uma tabela de números aleatórios.

Os estandes resultantes apresentaram complexidades diferenciadas, de acordo com a combinação das "espécies" de macrófitas artificiais. Para quantificar a complexidade estrutural do estande, utilizamos o índice de complexidade fractal cumulativa (C_d) proposta por Kovalenko et al. (2009, adaptada de McAbendroth et al. 2005), o qual leva em consideração a complexidade e abundância relativa das macrófitas que o compõem. Esse índice é calculado pela seguinte equação:

$$C_d = \sum_{i=1}^{n} D_i N_i$$

na qual D_i representa o valor da dimensão fractal calculado para a macrófita artificial i e N_i o número de macrófitas artificiais i no estande. As combinações resultaram em sete possíveis complexidades de estande, as quais foram enquadradas entre três níveis de heterogeneidade estrutural de *habitat* (Figura 1b).

Em meados de Agosto de 2011 três estandes naturais de macrófitas com alta complexidade e heterogeneidade de *habitat* foram selecionados para receber os estandes artificiais e garantir a fonte de organismos colonizadores. Os estandes apresentaram dominância de *Eichhornia crassipes*, *Oxycarium cubense* e *Salvina* spp. Cada estande natural recebeu uma réplica de cada tratamento (n = 21) caracterizando um delineamento em bloco. Os estandes artificiais foram incubados adjacentes aos estandes naturais e mantidos submersos na porção superior da coluna d'água (profundidade constante de 0,4 m) com auxílio de estruturas flutuantes (baseado em Warfe et al. 2008). A porção superior da coluna d'água é a região onde se concentram as estruturas oferecidas por macrófitas aquáticas (e.g., dosséis de plantas submersas, raízes e caules submersos de plantas flutuantes), onde o oxigênio dissolvido não é limitante e a produtividade possui valores mais elevados. A posição de cada estande no flutuante foi sorteada para assegurar a independência das amostras.

Foram realizadas visitas quinzenais para tomada dos parâmetros limnológicos (oxigênio, pH, condutividade, profundidade do disco de Secchi e profundidade) e inspeções

diárias do nível hidrométrico mínimo do rio Paraná para assegurar que os estandes artificiais permaneceram submersos. Após 60 dias de colonização, o experimento foi encerrado. Foram retiradas de cada estande três macrófitas artificiais para estimativas de clorofila-a do perifíton e seis para quantificação da fauna de invertebrados associados. As macrófitas artificiais destinadas à quantificação da clorofila-a foram imediatamente embaladas e armazenadas em uma caixa térmica contendo gelo. Em laboratório, o material aderido foi removido com auxílio de uma escova de dente e água destilada, posteriormente filtrado com auxílio de bomba a vácuo em filtros de fibra de vidro SeS GF52/C. A quantificação da clorofila-a seguiu o protocolo espectrofotométrico de Golterman et al. (1978). Os valores de clorofila-a foram expressos em densidade média (μg cm^{-2}).

As macrófitas artificiais destinadas à quantificação da fauna associada foram imediatamente fixadas em etanol 80%. Em laboratório, o material aderido foi cuidadosamente removido com pincel e etanol 80%. Depois de lavadas com água corrente em rede de plâncton (malha 68 μm), invertebrados foram triadas sob estereomicroscópio. Os invertebrados encontrados foram contados e identificados ao menor nível taxonômico possível, seguindo as chaves disponíveis em Brinkhurst e Jamienson (1971), Righi (1984) e Brinkhurst e Marchese (1991).

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

Todas as variáveis (exceto o número de indivíduos quando variável resposta) foram transformadas em ln (x), para melhorar a linearidade da relação entre as variáveis explanatórias e as variáveis respostas. Correlações de Pearson foram empregadas para investigar relações entre variáveis que denotam mecanismos de importância ecológica. Usamos a complexidade (expressa pela dimensão fractal) e a heterogeneidade de *habitat* (expressa pelo número de estruturas diferentes) como variáveis explanatórias. Apesar de ser uma variável experimentalmente não controlada (porém mensurada), a clorofila-a também foi utilizada como variável explanatória. A abundância de organismos, riqueza de taxa foram utilizadas como variáveis respostas. Em razão de o número de indivíduos poder afetar positivamente a riqueza de espécies em decorrência do efeito de amostragem passiva (Thomaz et al. 2008), utilizamos também a abundância de organismos como variável explanatória quando a riqueza de taxa foi analisada.

Tendo em vista que os efeitos das variáveis explanatórias podem ser simultâneos e que combinações entre elas podem sugerir diferentes mecanismos ecológicos, modelos representando todas as combinações possíveis entre as variáveis explanatórias foram

construídos. Tais modelos seguiram à estrutura de modelos lineares mistos (*linear mixed-effects models* - *LME*) com intercepto aleatório. O *LME* considera o delineamento experimental em bloco, separando as fontes de variação dos dados entre efeitos fixo e aleatório (Pinheiro e Bates 2000; Zuur 2009). O efeito fixo é o atribuído à variação explicada pelas variáveis explanatórias. Já efeito aleatório é o atribuído à diferenças intrínsecas dos estandes as quais possivelmente afetam o intercepto das relações investigadas (e.g., diferenças na riqueza total de taxa de invertebrados entre estandes-fonte de colonizadores podem gerar diferentes interceptos na relação entre abundância e riqueza de taxa). O coeficiente de determinação marginal (R^2_{marg}) e o coeficiente de determinação condicional (R^2_{cond}) foram calculados para explicar a variância explicada pelos fatores fixos, e, fixos e aleatórios respectivamente (Nakagawa e Schielzeth 2013).

O Critério de Informação de Akaike, ajustado para um *n* pequeno (AIC_c), foi utilizado para auxiliar na seleção dos melhores modelos e interpretação dos resultados. O AIC_c foi calculado para todos os modelos, assim como os valores de Δ_i AIC_c que indicam a diferença de cada modelo em relação ao melhor do conjunto. Quanto menor é o AIC_c maior é a parcimônia do modelo (maior explicação com a menor complexidade) e os modelos com Δ_i no intervalo de 0-2 apresentam maior plausibilidade de serem os melhores do conjunto (Burnham e Anderson 2002). O peso de evidência em favor de um dado modelo ser o melhor do conjunto foi obtido pela ponderação de Akaike (ω_i) (Burnham e Anderson, 2002), a qual é dada por:

$$\omega i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{r=1}^{R}\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_r\right)}$$

na qual, *i* representa o modelo em questão, *r* todos os modelos e *R* o total de modelos do conjunto.

Quando os modelos retidos ($\Delta_i < 2$) incorporaram múltiplas variáveis explanatórias, a contribuição de cada variável foi obtida através do coeficiente angular padronizado, o qual indica a importância relativa de uma dada variável incluída no modelo (Legendre e Legendre 2003; Zar 2010). Possíveis problemas decorrentes de multicolinearidade entre as variáveis explanatórias foram inspecionados pelo fator de inflação da variância (VIF).

Complementarmente, utilizamos a inferência multimodelos, como sugerido por Burnham e Anderson (2002), a qual diminui o viés da seleção de modelos quando a abordagem de todas as combinações de variáveis explanatórias é utilizada. Essa estratégia inclui as estimativas da importância relativa das variáveis e a estimativa média ponderada dos parâmetros considerando todos os modelos do conjunto. A importância relativa de cada

variável resposta foi obtida pela soma da ω_i de todos os modelos que incluem a dada variável. Quanto maior a soma, maior a importância relativa da variável. A média ponderada da estimativa do parâmetro de cada variável explanatória foi calculada, assim como os intervalos de confiança (95%). O efeito positivo, negativo ou nulo das variáveis é considerado caso ambos os limites do intervalo de confiança dos parâmetros sejam positivos, negativos ou incluíssem o zero, respectivamente (Burnham e Anderson 2002).

Para auxiliar na interpretação dos resultados, o mesmo protocolo foi repetido *ad hoc* considerando separadamente invertebrados predadores e não predadores. Predadores e não predadores podem apresentar respostas levemente diferenciadas com a variação da complexidade de *habitat* (Diehl e Kornijów 1997). As análises foram feitas no software R, utilizando os pacotes nlme (Pinheiro et al. 2013) e MuMIn (Barton 2012),

3 RESULTADOS

O experimento permaneceu em temperatura média de 22,3°C (desvio padrão: ± 1,9) e em regiões rasas (1,5m ±0,5). Os parâmetros limnológicos demonstraram baixa variação ao longo do experimento. Em média o oxigênio dissolvido foi de 5,7 mgL^{-1} ±1,7, o pH de 7,1 ±0,5 e a condutividade de 58,4 μScm^{-1} ±3,2.

Após os 60 dias de colonização, a comunidade perifítica apresentou-se bem desenvolvida, recobrindo de forma homogênea a superfície das macrófitas artificiais (apêndice 2). As concentrações médias de clorofila-a variaram entre 0,49 e 2,64 $\mu g\ cm^{-2}$. A clorofila-a apresentou correlações positivas com a dimensão fractal cumulativa (Figura 2). Em média, estandes com maior complexidade apresentaram teores de clorofila 4,7 maiores que estandes de menor complexidade estrutural.

No total, foram registrados 3.816 invertebrados associados às macrófitas artificiais, os quais foram classificados em 100 diferentes taxa. O grupo mais abundante foi Chironomidae, representando aproximadamente 42% dos invertebrados, seguido por Oligochaeta com 25% do total de organismos. A proporção de invertebrados não predadores (89%) foi superior à de predadores (11%).

O número de taxa de invertebrados variou no intervalo de 7 à 37 por estande. Considerando somente relações simples, a riqueza de taxa esteve positivamente correlacionada com a dimensão fractal cumulativa (Figura 2). De forma similar, a riqueza de taxa também apresentou correlações positivas com a clorofila-a e com o número de indivíduos

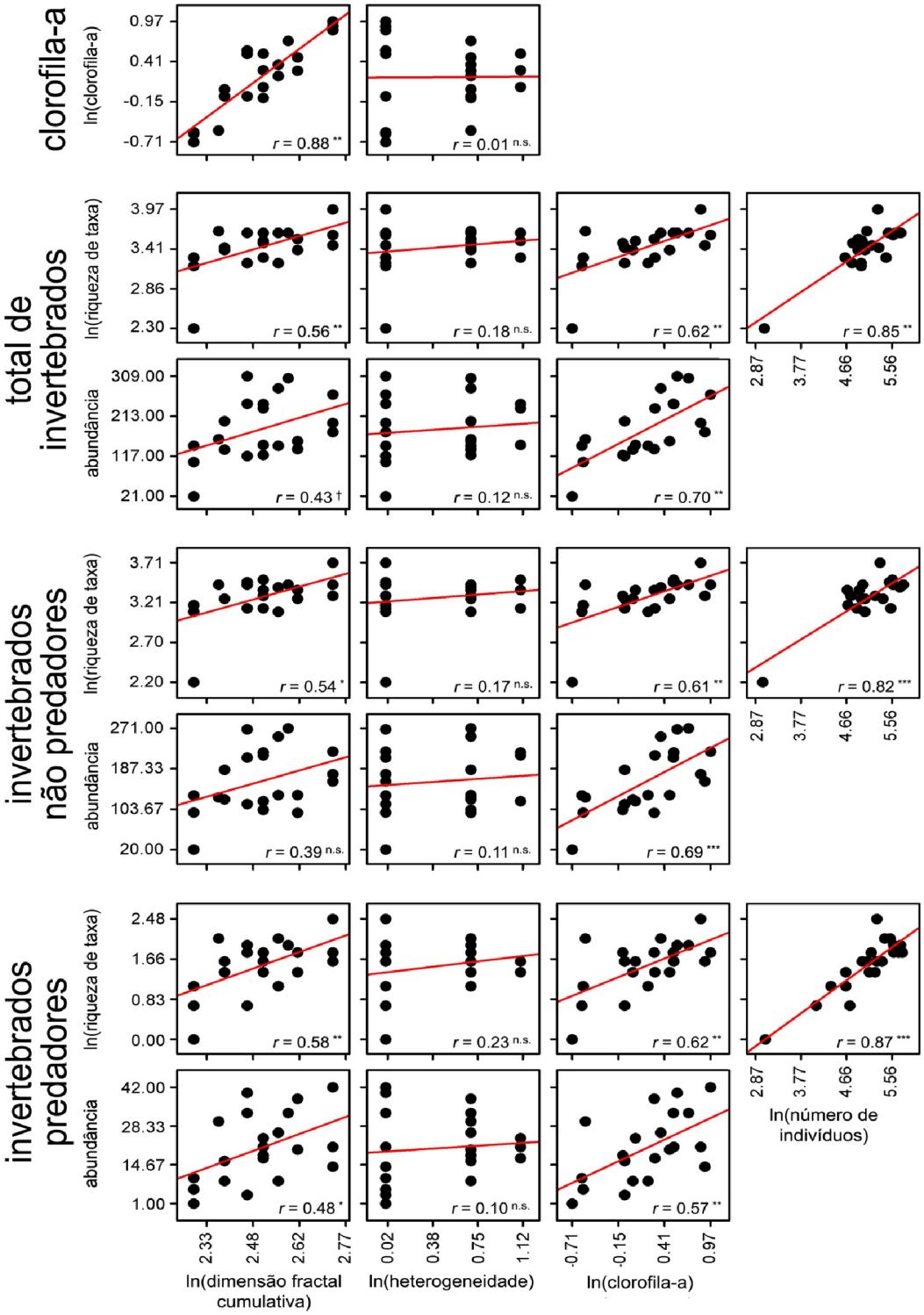


Figura 2. Gráficos de dispersão e correlações de Pearson entre a concentração de clorofila-a (µg cm^{-2}), riqueza de taxa (num. taxa/estande) e abundância de indivíduos (num. ind./estande) com a dimensão fractal cumulativa (C_d) e heterogeneidade (n° de diferentes complexidades/estande). Os símbolos "*", "**" e "***" denotam resultados significativos com níveis de significância menores que 0,05, 0,01 e 0,001, respectivamente, enquanto que "†" e "(n.s.)" respectivamente denotam níveis de significância marginais (< 0,07) e ausência de significância.

Tabela 1. Modelos selecionados pelo Critério de Informação da Akaike para predizer a abundância e riqueza de taxa de invertebrados, predadores e não predadores.

Variável resposta	Modelo	K	log Lik	R^2_{marg}	R^2_{cond}	AIC_c	Δ_i	w_i	coeficiente(s) angular(es) padronizado(S)	fator de inflação da variância (VIF)
RIQUEZA DE TAXA										
total de invertebrados	0.67 +0.54 NIN	4	10.02	0.77	0.86	-9.54	0.00	0.50	NIN: 0.97	
	0.11 +0.31 DFC +0.50 NIN	5	10.79	0.78	0.87	-7.58	1.96	0.19	DFC: 0.13; NIN: 0.89	DFC: 1.37; NIN: 1.37
não predadores	0.80 +0.50 NIN	4	10.17	0.74	0.84	-9.84	0.00	0.50	NIN: 0.97	
	0.25 +0.31 DFC +0.45 NIN	5	10.94	0.75	0.84	-7.88	1.96	0.19	DFC: 0.14; NIN: 0.88	DFC: 1.32; NIN: 1.32
predadores	0.00 +0.55 NIN	4	-2.12	0.77	0.77	14.75	0.00	0.51	NIN: 0.87	
	-1.42 +0.63 DFC +0.50 NIN	5	-1.36	0.79	0.79	16.72	1.97	0.19	DFC: 0.15; NIN: 0.79	DFC: 1.39; NIN: 1.39
ABUNDÂNCIA										
total de invertebrados	1388.17 -498.96 DFC +220.87 CLO	5	-107.64	0.69	0.69	229.28	0.00	0.68	DFC: -0.92; CLO: 1.52	DFC: 4.63; NIN: 4.63
não predadores	1331.65 -483.27 DFC +203.58 CLO	5	-104.97	0.70	0.70	223.95	0.00	0.71	DFC: -1.00; CLO: 1.57	DFC: 4.63; NIN: 4.63
predadores	17.97 +13.54 CLO	4	-76.38	0.34	0.49	163.27	0.00	0.59	CLO: 0.57	

DFC: dimensão fractal cumulativa; HET: heterogeneidade; CLO: clorofila-a; NIN: número de indivíduos.

amostrados (Figura 2). Em geral, o melhor modelo indicado pelo AIC_c para explicar a riqueza de taxa incluiu somente o número de indivíduos amostrados (Tabela 1; apêndice 3). Essa variável explanatória apresentou efeito similar na inferência multimodelos, demonstrando os maiores valores de importância relativa (Figuras 3 e 4).

Um segundo modelo selecionado incorporou, além do número de indivíduos, a dimensão fractal cumulativa, variável a qual demonstrou fracos coeficientes angulares padronizados (Tabela 1). Apesar de ter sido incorporada em um dos melhores modelos indicados pelo AIC_c, na inferência multimodelos a dimensão fractal cumulativa não apresentou efeito substancial sobre a riqueza de taxa e apresentou baixos valores de importância relativa. As demais variáveis explanatórias (heterogeneidade e clorofila-a) também não apresentaram efeitos sobre a riqueza de espécies e demonstraram baixos valores de importância relativa.

Quanto à abundância de invertebrados, a variação foi entre 21 e 309 indivíduos por estande. Considerando somente relações simples, a abundância de invertebrados apresentou correlações moderadas e positivas com a dimensão fractal cumulativa (Figura 2). A abundância de invertebrados também apresentou correlações positivas com clorofila-a, as quais, em geral, foram mais fortes que as correlações com a dimensão fractal cumulativa (Figura 2). O melhor modelo indicado pelo AIC_c para explicar a abundância total de invertebrados e de invertebrados não predadores incluiu tanto a dimensão fractal cumulativa quanto a clorofila-a (Tabela 1). Nesse modelo, a clorofila-a apresentou os mais fortes coeficientes angulares padronizados e efeitos positivos. Por outro lado, a dimensão fractal cumulativa apresentou contribuições negativas, o que foi contrário ao encontrado nas relações simples (Tabelas 1 e 2). Isso indica que a dimensão fractal cumulativa passa a ter um efeito negativo sobre a densidade de organismos quando o efeito da clorofila-a é controlado. Apesar de tal resultado sugerir possíveis problemas com colinearidade entre as variáveis explanatórias, os valores de inflação da variância não atingiram níveis críticos (VIFs = 4,63), além de que, o padrão encontrado apresenta significado ecológico. Os mesmos padrões foram encontrados na inferência multimodelos (Figuras 3 e 4).

Quanto aos invertebrados predadores, a dimensão fractal cumulativa não apresentou efeito sobre a abundância de indivíduos, sendo que o melhor modelos indicado pelo AIC_c incluiu somente a clorofila-a (Tabela 1). Tal padrão foi também encontrado na inferência multimodelos. De forma geral, a heterogeneidade apresentou baixos valores de importância relativa e não apresentou efeitos sobre a abundância de invertebrados.

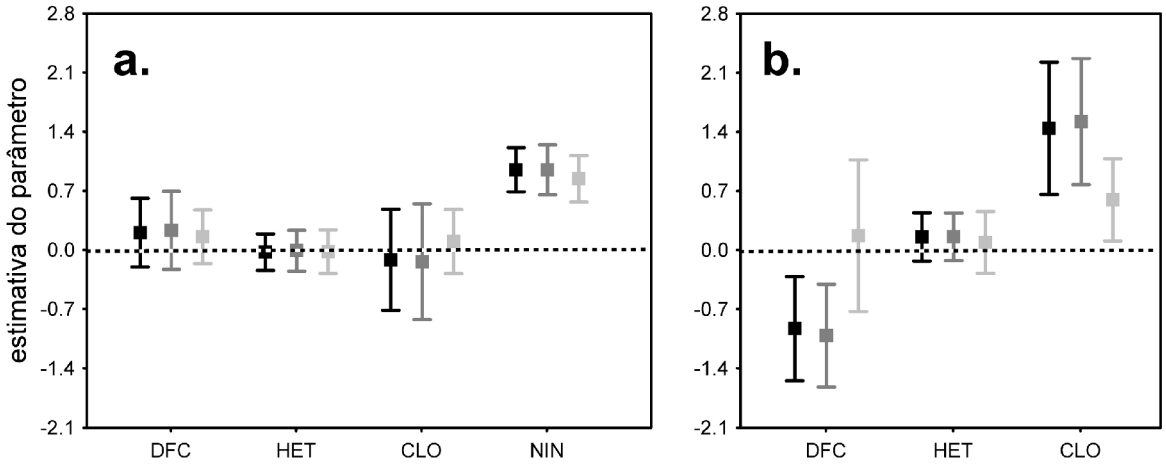


Figura 3. Estimativas médias dos parâmetros das variáveis: dimensão fractal cumulativa (DFC), heterogeneidade (HET), clorofila-a (CLO) e número de indivíduos (NIN), para explicar a riqueza de taxa (a.) e abundância (b.) de indivíduos, baseada na inferência multimodelos do Critério de Informação de Akaike. O efeito positivo ou negativo da variável só é assumido caso ambos os limites do intervalo de confiança (95%) sejam positivos ou negativos respectivamente. Intervalos de confiança que incluem zero demonstram falta de efeito da variável. São mostradas as estimativas dos parâmetros relativos às variáveis explanatórias para o total de invertebrados (preto), invertebrados não-predadores (cinza-escuros) e invertebrados predadores (cinza-claros).

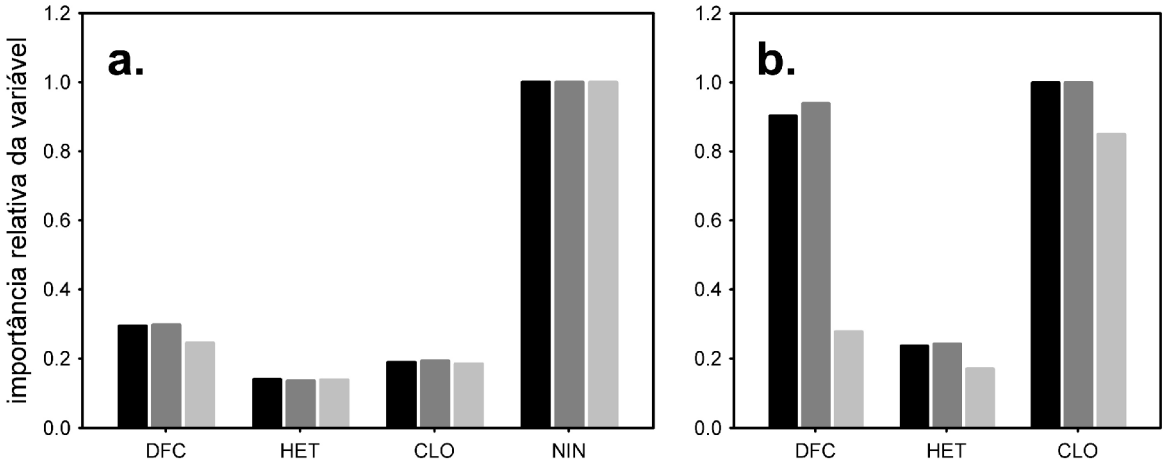


Figura 4. Valores de importância relativa das variáveis: dimensão fractal cumulativa (DFC), heterogeneidade (HET), clorofila-a (CLO) e número de indivíduos (NIN) para explicar a riqueza de taxa (a.) e abundância (b.) de indivíduos, baseada na inferência multimodelos do Critério de Informação de Akaike. São mostradas as importâncias relativas para o total de invertebrados (barras pretas), não-predadores (cinza-escuras) e predadores (cinza-claros).

4 DISCUSSÃO

Os principais resultados indicam uma maior importância da complexidade do *habitat* em relação à heterogeneidade de *habitat*. Isso é demonstrado pela correlação positiva

acumulada de complexidade de *habitat* fractal com clorofila-a, a riqueza de taxa de invertebrados e abundância, em contraste com a falta de correlação da heterogeneidade de *habitat* com as mesmas variáveis. Além disso, o processo pelo qual a complexidade do *habitat* afeta a assembleia de invertebrados pode ser descrito pelo aumento na disponibilidade de alimentos, indicada aqui pela clorofila-a, que foi, por sua vez, a melhor variável na explicação da abundância de invertebrados. Complementarmente, a abundância de invertebrados sozinha foi responsável por explicar a riqueza de taxa de invertebrados. Estes resultados indicam que a complexidade do *habitat* afeta principalmente a riqueza de taxa de invertebrados e a abundância através da energia disponível e do efeito de amostragem passiva, dando suporte parcial à nossa hipótese.

A relação positiva entre a riqueza de taxa de invertebrados e abundância e o aumento da complexidade do *habitat* é frequente na literatura (Cyr e Downing, 1988; Diehl e Kornijów, 1997; Thomaz et al., 2008; Burdett e Watts, 2009). Esse padrão é comumente atribuído à disponibilidade de alimento e refúgio (Heck e Crowder 1991; Hixon e Menge 1991; Tanigushi et al. 2003; Warfe e Barmuta 2006). No entanto, a contribuição relativa de cada um dos fatores raramente é avaliada. A abordagem empregada, considerando a seleção dos melhores modelos entre vários outros modelos concorrentes, permitiu identificar quais variáveis são mais importantes para explicar a riqueza taxa e abundância e, também, se muitas variáveis são importantes, avaliar a contribuição relativa de cada uma delas. Assim, para confirmar os efeitos preditos da disponibilidade de alimento e/ou da disponibilidade de refúgio é necessário que a clorofila-a e a dimensão fractal cumulativa sejam incluídas nos melhores modelos. Os resultados indicam que a disponibilidade de alimentos é o fator mais importante, a qual respectivamente afeta indireta e diretamente a riqueza de taxa e a abundância de invertebrados.

4.1 COMPLEXIDADE DE *HABITAT*

A correlação positiva entre clorofila-a e a dimensão fractal cumulativa encontrada indica que densidades de produtores primários aumentam com a complexidade do *habitat*, como descrito por outros estudos usando, por exemplo, as macrófitas naturais (Warfe et al. 2006). Outro resultado importante desse padrão é a independência da área disponível para a colonização. Estandes de macrófitas artificiais usados tiveram a mesma área disponível para a colonização, apresentaram o mesmo tamanho e ocuparam o mesmo volume na coluna de água, variando apenas em nível de complexidade e heterogeneidade de *habitat*. Assim, o efeito encontrado da complexidade de *habitat per se* sobre a produção primária

potencialmente indica um efeito ecossistêmico, o que anteriormente era atribuído ao aumento da área de superfície disponível para a colonização, que comumente aumenta com a complexidade (Heck e Crowder 1991; Diehl e Kornijów 1997).

A clorofila-a, por sua vez, é um indicador importante da disponibilidade de energia para invertebrados (Tanigushi et al. 2003). Esta afirmação sustenta os resultados obtidos, que indicaram a clorofila-a como a variável mais importante para explicar a abundância de invertebrados. Isso ressalta que a crescente complexidade do *habitat* pode ter um efeito importante na ecologia de populações. Por exemplo, considerando um determinado volume da coluna d'água fisicamente estruturado por macrófitas genéricas, o simples aumento na complexidade do *habitat*, mantendo-se fixa a área disponível para colonização, pode apresentar um efeito positivo direto sobre a capacidade de suporte das espécies de invertebrados associados, proporcionada por, pelo menos, níveis mais elevados de recursos alimentares. Assim, o aumento da capacidade de suporte deve reduzir a extinção de espécies, consequentemente aumentando a riqueza taxa.

Esse mecanismo se assemelha à hipótese da relação espécie-energia (uma extensão da relação espécies-área; Wright, 1983), que leva em conta o aumento da riqueza de espécies como consequência do aumento da energia disponível. Além da clorofila-a ter apresentado a melhor explicação para a abundância de indivíduos, essa última variável, indicada pelo número de indivíduos amostrados, foi a que melhor explicou a riqueza de taxa. Assim, é possível sugerir que a relação espécie-energia é uma hipótese potencial para explicar os dados encontrados e propor que a complexidade do *habitat*, por si só, pode mediar essa relação.

Alternativamente, o efeito de amostragem passiva é uma hipótese passível de explicar o efeito positivo do número de indivíduos amostrados sobre a riqueza de taxa. O efeito de amostragem passiva foi primeiramente descrito para explicar relação espécie-área, considerando que áreas maiores deverão receber amostras efetivamente maiores do *pool* de espécies, e, assim, apresentar uma maior riqueza de espécies se comparadas a pequenas áreas (Connor e McCoy, 1979). Esse conceito se desdobrou para a complexidade de *habitat* (por exemplo, Thomaz et al., 2008), uma vez que, em geral, as estruturas de maior complexidade proporcionam um maior número de micro-habitat, os quais, por sua vez, devem receber amostras efetivamente maiores do *pool* de espécies. Assim, as investigações direcionadas a compreender os mecanismos associados à complexidade de *habitat* que determinam a riqueza de espécies devem considerar o efeito de amostragem passiva. Isso porque, sem controlar o número de indivíduos, dificulta a identificação da relação positiva entre a complexidade de *habitat* e riqueza de taxa como resultado dos efeitos da complexidade do *habitat per se* ou

como resultado da capacidade do *habitat* de abrigar um maior número de indivíduos por unidade de área. O último fator demonstra maior importância nas escalas espaciais investigados, ou seja, o aumento na riqueza de taxa deve ser resultante principalmente da acumulação de organismos em estruturas mais complexas.

Considerando-se o melhor modelo para explicar a abundância de invertebrados, quando controlados os efeitos de clorofila-a, a dimensão fractal cumulativa evidenciou um efeito antagônico, contrário às expectativas iniciais. Isso indica que a complexidade de *habitat* (ou algum mecanismo associado) neutraliza o efeito de aumento esperado pela energia disponível sobre a abundância dos invertebrados. Esse padrão sugere que mecanismos mais complexos estão também envolvidos na determinação da abundância de invertebrados. Provavelmente, as estruturas de maior complexidade, que oferecem maior disponibilidade de refúgios, suportam maior abundância de invertebrados, inclusive invertebrados predadores. Na medida em que a clorofila-a aumenta em função da complexidade, abundância de invertebrados não predadores (e consequentemente o total de invertebrados) tende a aumentar, o que, por sua vez, eleva a taxa de encontro predador-presa (e.g., Humphries et al., 2011). Assim, é possível que o efeito antagônico de complexidade de *habitat* no efeito positivo da clorofila-a sobre a abundância de invertebrados seja devido ao beneficiamento de invertebrados predadores (predadores intermediários) e o aumento da taxa de encontro predador-presa. Esse último efeito, observado na escala de micro-habitat, também é encontrado em escalas maiores. Por exemplo, menores densidades de macrozooplânkton em ambientes lacustres tropicais e subtropicais, comparativamente aos temperados, decorre da elevada densidade de peixes de pequeno porte (predadores) nos primeiros (Meerhof et al., 2007). Assim, a despeito da complexidade ambiental e potencial proteção antipredatória fornecida pelas macrófitas, a grande concentração de predadores nos áreas litorâneas reduz a densidade de presas.

4.2 HETEROGENEIDADE DE *HABITAT*

As prévias também indicavam efeitos positivos da heterogeneidade de *habitat* em pequenos estandes de macrófitas artificiais, esperando que a combinação de diferentes níveis de complexidade pudesse aumentar riqueza de taxa de invertebrados através da complementaridade de nicho. No entanto, em contraste com outros estudos realizados na mesma escala (Matias et al., 2010a), a heterogeneidade de *habitat* não explicou nenhum dos atributos de comunidade da assembleia de invertebrados aqui avaliados. Nem mesmo a

clorofila-a foi afetada pela heterogeneidade de *habitat*, o que demonstra que a teoria da complementaridade de nicho não é sustentada.

A falta de efeito da heterogeneidade de *habitat* contrapõe estudos anteriores em ecossistemas marinhos (Stoner e Lewis 1985; Beck 2000; Matias et al. 2010a), o que pode ser um indicativo de que a magnitude do efeito da heterogeneidade é variável em diferentes ambientes. Tal resultado possivelmente é decorrente da pressão predatória, que é considerada mais intensa em ambientes aquáticos continentais que em ambientes marinhos (Heck e Crowder 1991). Apesar de a heterogeneidade de *habitat* em nível de estande garantir variabilidade de estruturas físicas, a intensificação da pressão predatória pode anular o efeito esperado da complementaridade de nicho. De fato, macrófitas com menor complexidade, que obrigatoriamente estão presentes em estandes heterogêneos, oferecem menos refúgios, o que, por sua vez, limita o aumento na riqueza de taxa (Hixon e Menge 1991). É importante destacar que nosso experimento permaneceu incubado em condições de alta transparência da coluna d'água, fator que é reconhecido por intensificar a predação por predadores visuais. Outra possível explicação para a falta de efeito da heterogeneidade em nosso experimento consiste no *trade-off* entre área e heterogeneidade (e.g., Allouche et al. 2012). Com a área fixada, a variação da heterogeneidade denota uma redução da área efetiva por "espécie" de macrófita, o que possivelmente afeta de forma positiva taxas de extinção de espécies com requerimentos específicos (Allouche et al. 2012).

4.3 MODELO CONCEITUAL

As análises demonstram o importante papel da complexidade, disponibilidade de alimento e número de indivíduos coletados para explicar padrões de atributos de assembleia, como a abundância e principalmente riqueza de taxa de organismos. Tais fatores nem sempre são os melhores determinantes dos padrões de diversidade em outros ambientes (e.g. Tanigushi et al. 2003; Matias et al. 2010a-b). A discordância entre diferentes estudos pode, de fato, estar associada a diferenças quanto aos ambientes estudados, escala espacial considerada e tipos de organismos investigados (Tews et al. 2004), indicando que ainda não existe uma teoria consensual sobre os efeitos da complexidade e heterogeneidade que abranja diferentes escalas espaciais e diferentes grupos de organismos. Além disso, em geral uma grande variabilidade é incorporada ao efeito da complexidade estrutural de *habitat* pelo fato de que essa variável comumente está associada a uma ampla gama de diferentes hipóteses, as quais interagem e também são responsáveis por afetar padrões de diversidade (e.g., Johson et al. 2003; Tanigushi et al. 2003; Thomaz et al. 2008; Matias et at 2010b). Recentemente, Tokeshi

e Arakaki (2012) propuseram um modelo conceitual sobre definições de atributos da complexidade de *habitat*. No entanto, até onde se limita nosso conhecimento, um modelo conceitual que incorpore as prováveis hipóteses que se vinculam à complexidade de *habitat* e que, de certa forma, estão associadas aos efeitos dessa variável ainda não foi descrito. Comparando os resultados obtidos com a literatura existente, estruturamos graficamente as principais e mais gerais teorias que afetam padrões de diversidade as quais, acreditamos serem mediadas pela complexidade de *habitat* (Figura 5).

O aumento da área (em geral, denominada área disponível para a colonização) é comumente descrito como uma covariável da complexidade de *habitat* na explicação da riqueza taxa. Por sua vez, pode estar associada a outros mecanismos indiretos: primeiro, aumentando a abundância de organismos, por meio do aumento no espaço disponível; em segundo lugar, aumentando a heterogeneidade ambiental, em decorrência do aumento da possibilidade de incluir um novo *habitat* na medida em que a área aumenta; e, finalmente, reduzindo as taxas de extinção de espécies, através do efeito positivo sobre o tamanho populacional das espécies.

Além disso, os efeitos da complexidade de *habitat* podem agir de forma direta e específica aumentando a abundância de indivíduos, o que pode acontecer por meio do efeito de amostragem passiva. Outras possibilidades incluem os efeitos da heterogeneidade de *habitat*, o que, por sua vez, pode produzir complementaridade de nicho, aumentando principalmente os recursos disponíveis para invertebrados associados; além disso, os efeitos podem ser indiretos no aumento da abundância de indivíduos, causados pelo efeito direto da heterogeneidade na complementaridade entre as espécies de invertebrados. É importante salientar que o aumento da heterogeneidade pode também ser um mecanismo desempenhado em escalas menores que as consideradas para a complexidade de *habitat*. Assim, o aumento na complexidade de *habitat* pode ocasionar heterogeneidade em microescalas, o que permite a possibilidade de todos os mecanismos descritos para a heterogeneidade serem mediados pela complexidade do *habitat*. Finalmente, outra hipótese pode ser considerada para explicar riqueza de taxa, a qual é dada pela relação espécie-energia, a partir da qual o principal mecanismo é dado pelo aumento na disponibilidade de alimentos. Tais conceitos foram desenvolvidos em contextos independentes da complexidade de *habitat* e, posteriormente, foram utilizados para desmembrar essa teoria. Perante o grande número de teorias que mediam os efeitos da complexidade de *habitat* sobre os padrões de diversidade é possível

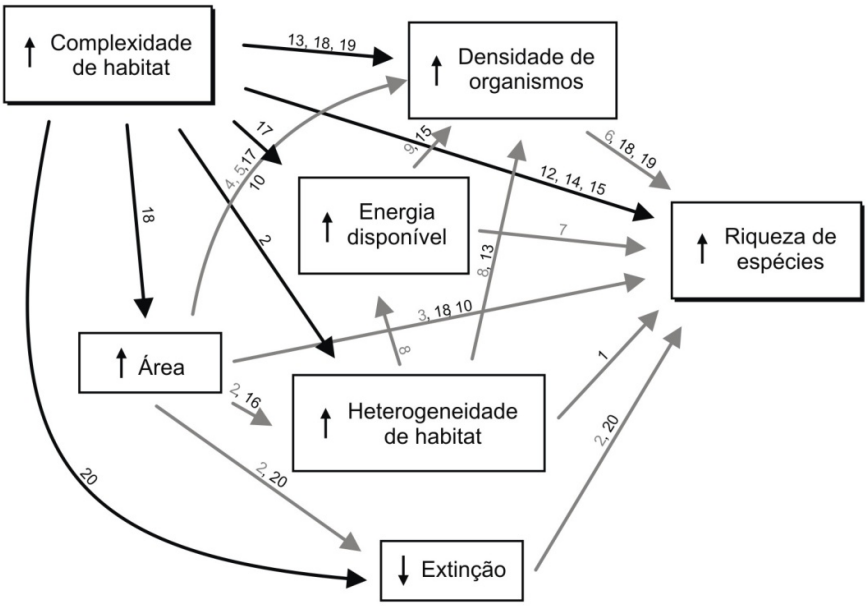


Figura 5. Diagrama indicando as principais teorias que explicam padrões de diversidade, as quais co-variam com a complexidade de *habitat*. Setas em preto representam efeitos da complexidade de *habitat*; setas em cinza descrevem a relação geral com outras teorias; números referenciam efeitos da complexidade, diretos ou mediados por outras teorias; números em cinza descrevem efeitos gerais preditos por outras teorias. Referências: 1 - MacArthur e MacArthur (1961); 2 - MacArthur e Wilson (1967); 3 - Arrenius (1921); 4 - Simberloff (1976); 5 - Heck Jr. et al. (1975); 6 - Connor e McCoy, 1979; 7 - Wright (1983); 8 - Tilman et al. (1997); 9 - Srivastava e Lawton (1998); 10 - Heck e Wetstone (1977); 12 - August (1983); 13 - Stoner e Lewis (1985); 14 - Jeffries et al. (1993); 15 - Tanigushi et al. (2003); 16 - Johnson et al. (2003); 17 - Warfe e Barmuta (2006); 18 - Thomaz et al. (2008); 19 - Matias et al. (2010a); 29 - Matias et al. (2010b).

propor que na verdade, a complexidade de *habitat per se* não deve ser considerada como um fator isolado, mas sim um conceito unificador das mais importantes teorias ecológicas (Figura 5).

Os principais resultados obtidos neste contexto destacam que a complexidade do *habitat* é muito mais importante do que a heterogeneidade para explicar a riqueza de taxa e abundância de invertebrados. Essa conclusão é extraída de efeitos indiretos que são baseados na seguinte lógica: o aumento na complexidade possibilita o aumento na clorofila-a, a qual, por sua vez, é a variável que melhor explica a abundância de invertebrados. Complementarmente, a riqueza de espécies é mais bem explicada pela abundância de indivíduos. Porém, o aumento na heterogeneidade não teve efeito sobre qualquer outra variável, pois os resultados suportam parcialmente a hipótese desenvolvida, ou seja, que a complexidade do *habitat* afeta a riqueza taxa e a abundância de invertebrados principalmente através da energia disponível e efeito de amostragem passiva. Concomitantemente, a

heterogeneidade de *habitat* parece não afetar diretamente nem indiretamente (mediando outras teorias) a riqueza taxa. No entanto, é importante notar que a abordagem desenvolvida demonstra efeitos das variáveis investigadas em pequena escala espacial (alguns centímetros, representado por pequenos estandes de macrófitas artificial de até 15 cm) e a extrapolação para outros ecossistemas e escalas espaciais deve ser feita com cautela. Além disso, a partir de provas de teorias ecológicas mediadas pela complexidade do *habitat* encontradas, bem como a outros já descritos na literatura, propomos uma condição integrativa desse conceito. Mais estudos são necessários para descobrir fatores que controlam os efeitos de outras teorias ecológicas na relação complexidade de *habitat* - riqueza de taxa.

REFERÊNCIAS

Addicott, J. F., J. M. Aho, M. F. Antolin, D. K. Padila, J. S. Richardson e D. A. Soluk (1987) Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. Oikos 49: 340–346.

Allouche, O. e M. Kalyuzhny, G. Moreno-Rueda, M. Pizarro e R. Kadmon (2012) Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. PNAS 109: 17495 –1750.

Arrenius, O. (1921) Species and area. Journal of Ecology 9: 95–99.

Attrill, M.J., J.A. Strong e A.A. Rowden (2000) Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? Ecography 23: 114 – 121

August, P. V. (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. Ecology 64: 1495–1507.

Barton K (2012). MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.7.2. http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

Beck, M.W. (2000) Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 249:29–49

Brinkhurst, R. O. e B. G. M. Jamieson (1971) *Aquatic Oligochaeta of the World***.** Edinburgh: Oliver & Boyd, 860 pp.

Brinkhurst, R. O. e M. R. Marchese (1991) *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centro America*. Santo Tomé:Asociación de Ciencias Naturales del Litoral: 207 pp.

Burdett, A. S. e R. J. Watts (2009) Modifying living space: an experimental study of the influences of vegetation on aquatic invertebrate community structure. Hydrobiologia 618: 161–173

Burnham, K. P. e D. R. Anderson (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information – theoretic approach. Springer: New York, 588.

Connor, E. F. e E. D. McCoy (1979) The statistics and biology of the species–area relationship. American Nauralist: 113, 791–833.

Cyr, H. e J.A. Downing (1988) Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte bed characteristics. Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences 45: 976–984.

Dibble, E. e S. M. Thomaz (2009) Use of fractal dimension to assess habitat complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. Journal of Freshwater Ecology 24: 93–102.

Diehl, S. e R. Kornjów (1997) Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrate. In: The structure role of submerged macrophytes in lakes (Ecological studies, v. 131). New York, Springer, pp 25–46.

Fahr, J. e E. K. V. Kalko (2012) Biome transition as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of west african bat assemblages across spatial scales. Ecography 34: 177–195.

Ferreiro, F., C. Feijoó, A. Giorgi e L. Leggieri (2011) Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. Hydrobiologia 664: 199–211.

Golterman, H. L., R. S. Clymo e M. A. M. Ohnstand (1978) Methods for physical and chemical analyses of fresh waters. – 2nd ed. – (International Biological Programme. Handbooks; no. 8). Blackwell scientific publication, 1978.

Haley, J. M., S. Hartley, A. S. Kallimanis, W. E. Kunin, J. J. Lennon e S. P. Sgardelis (2004) Uses and abuses of fractal methodology in ecolgy. Ecology letters 7: 254–271.

Hart, D. D. e R. J. Horwitz (1991) Habitat diversity and the species–area relationships: alternative models and tests. In: Bell, S. S., E. D. McCoy e H. R. Mushinsky (eds) Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, London, pp 3–27 .

Heck, K. L. e L. B. Crowder (1991) Habitat structure and predator–prey interactions in vegetated aquatic systems. In: Bell, S. S., E. D. McCoy e H. R. Mushinsky (eds) Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, London, pp 3–27.

Heck Jr., K. L. e G. S. Wetstone (1977) Habitat Complexity and Invertebrate Species Richness and Abundance in Tropical Seagrass Meadows. Journal of Biogeography 4:135-142.

Hixon, M. A. e B. A. Menge (1991) Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. Theoretical Population Biology 39: 178–200.

Humphries, A. T., M. K. L. Peyre e G. A. Decossas (2011) The effect of structural complexity, prey density, and "predator–free space" on prey survivorship at created oyster reef mesocosms. PLoS ONE 6: 1–7.

Jeffries, M. (1993) Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. Oikos 67: 142–148.

Jelinek, H., D. Cornforth e L. Weymouth (2010) FracTopv.0.3b. 2003. URL: <<http://seal.tst.adfa.edu.au/~s3165516/Fractop>> último acesso em April 4, 2010).

Johson, D. W. (2007) Habitat complexity modifies post–settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. Ecology 88: 1716–1725

Johson, M. P., N. J. Frost, M. W. J. Mosle, M. F. Roberts e S. J. Hawkins (2003) The area–independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. Ecology Letters 6: 126–132.

Kovalenko, K., E. D. Dibble e R. Fugi (2009) Fish feeding in changing habitats: effects of invesive macrophyte control and habitat complexity. Ecology of Freshwater Fish 18: 305–313.

Kovalenko, K. E., S. M. Thomaz e D. M. Warfe (2012) Habitat complexity: approaches and future derections. Hydrobiologia 685: 1–17.

Legendre, P. e L. Legendre (2003) Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam, pp 853.

Li, B. (2000) Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. Ecological modeling 132: 33–50.

MacArthur, R. e R. Levins (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. Proceedings of the National Academy of Sciences 51: 1207–1210.

MacArthur, R.H. e J. W. MacArthur (1961) On bird species diversity. Ecology 42: 594–598.

MacArthur, R.H. e E. O. Wilson (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 203 pp.

Matias, M. G., A. J. Underwood e R. A. Coleman (2010a) Effects of structural diversity and identity of patches of habitat on diversity of benthic assemblages. Austral Ecology 35: 743–751.

Matias, M. G., A. J. Underwood e R. A. Coleman (2010b) Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. Ecology 91: 1908–1915.

McAbendroth, L., P. M. Ramsay, A. Foggo, S. D. Rundl e D. T. Bilton (2005) Does macrophytes fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? Oikos 111 : 279–290.

McCoy, E. D. e S. S. Bell (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: Bell, S. S., E. D. McCoy e H. R. Mushinsky (eds) Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, London, pp 3–27.

McNett, B. J., A. L. Rypstra (2000) Habitat selection in a large orb-weaving spider: vegetational complexity determines site selection and distribution. Ecological Entomology 25: 423-432.

Meerhoff, M., C. Iglesias, F. T. De Melo, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen e E. Jeppesen (2007) Effects of habitat complexity on community structure and predator behavior of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. Freshwater Biology 52, 1009-1021.

Mormul, R.P., S. M. Thomaz, A. M. Takeda e R. D. Behrend (2011) Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. Biotropica 43: 738–745.

Nakagawa, S., e H. Schielzeth. 2013. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. Methods in Ecology and Evolution 4: 133–142.

Pinheiro, J., Bates, D., e DebRoy, S. Deepayan Sarkar and the R Development Core Team (2013). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-103.

Pinheiro, J.C. e D. M. Bates (2000) Mixed-Effects models in S and S-Plus. Springer-Verlag, New York, 528 pp.

Ricklefs, R. E. e I. J. Lovette (1999) The roles of island area per se and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. Journal of Animal Ecology 68: 1142–1160.

Righi, G. (2002) Anelídeos Oligoquetos, 2002. *In*: Ismael, D., W. C. Valenti, T. Matsumura–

Schneck, F., A. Schwarzbold e A. S. Melo (2011) Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. Journal of the North American Benthological Society 30: 1049–1056.

Simberloff, D. (1976) Experimental zoogeography of islands: Effects of island size. Ecology 57: 629-648

Srivastava, D. S. e J. H. Lawton (1998) Why more productive sites have more species: na experimental testo f theory using tree-hole comunities. American Naturalist 152: 510-529.

Stoner, A. W. e F. G. Lewis (1985) The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea–grass meadows. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 94: 19–40.

Takeda, A. M., G. M. Souza-Franco, S. M. Melo e A. Monkolski (2003) Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do (Brasil). *in*: Thomaz, S. M. e L. M. Bini (ed.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: Eduem, p. 243-260.

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

Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann e M. Schwager, F. Jeltsch (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. Journal of Biogeography 31: 79–92.

Thomaz, S. M., E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti e L. M. Bini (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. Freshwater biology 53: 358–367.

Tilman D., C. L. Lehman e K. T. Thomson (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. Proceedings of the National Academy of Science 94: 1857–1861.

Tokeshi, M. (1999) Species coexistence: Ecological and evolutionary perspectives. Oxford: Blackwell science, 468 pp.

Tokeshi, M. e S. Arakaki (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. Hydrobiologia 685: 27–47.

Warfe, D.M., L. A. Barmuta e S. Wotherspoon (2008) Quantifying habitat structure: surface convolution and living space in complex environments. Oikos 117: 1764–1773.

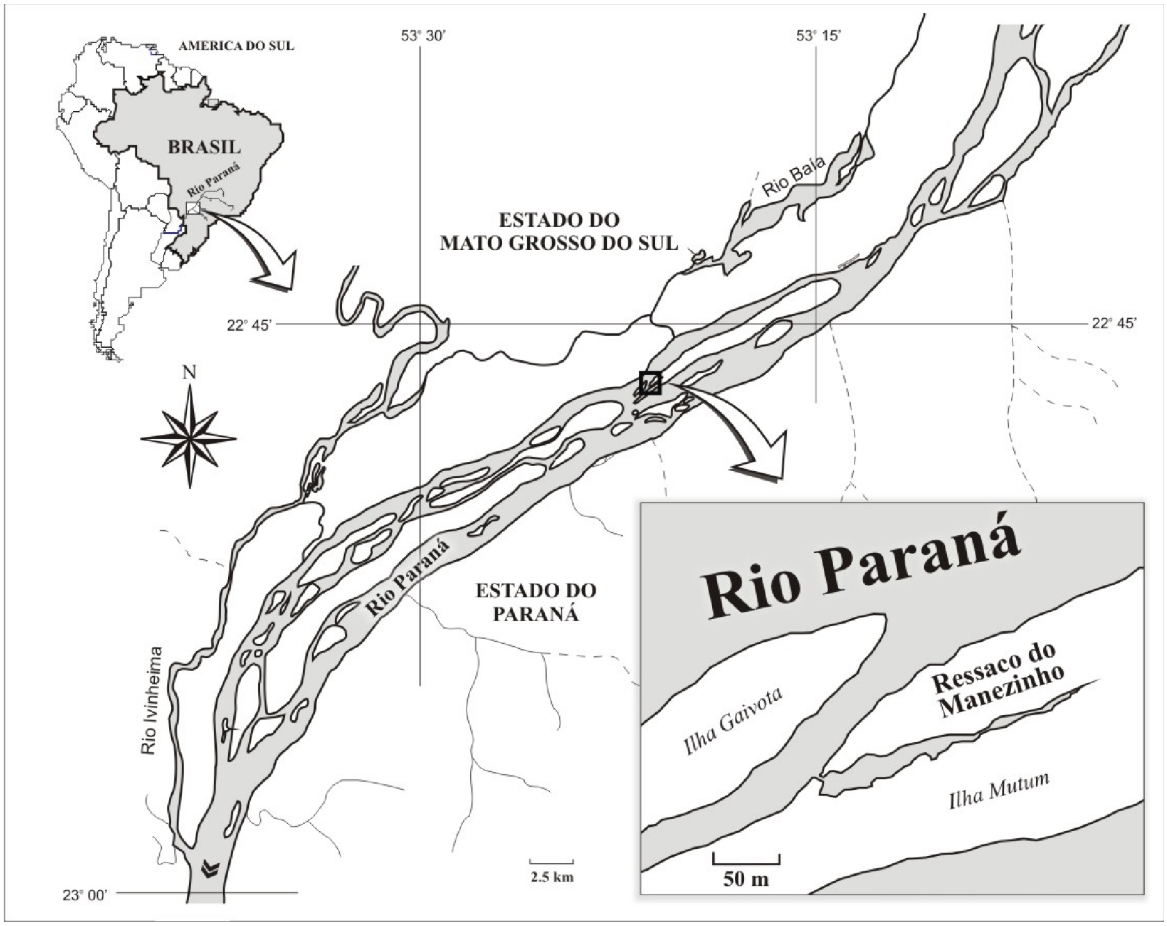
Warfe, D. M. e L. A. Barmuta (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. Oecologia 150: 141–154.

Wright, D. H. (1983) Species–energy theory: an extension of species–area theory. Oikos, 41: 496–506.

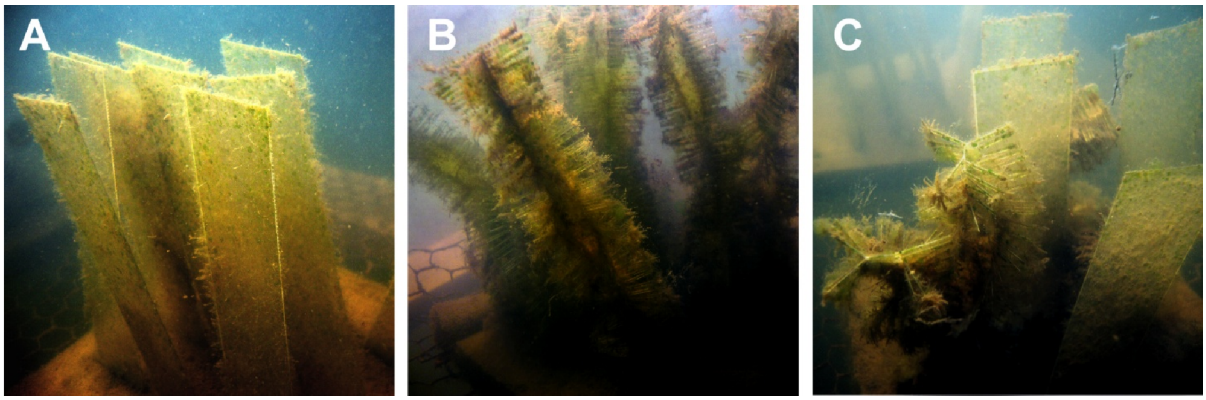
Zar, J. H. (2010) Biostatistical analyses. 5th Ed. Pearson Pretience Hall, New Jersey, pp 944.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev e G. M. Smith (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Science, New York, 574 pp.

APÊNDICE 1 - Mapa da planície de inundação do Alto Rio demonstrando a lagoa onde o experimento foi desenvolvido.



APÊNDICE 2 - Fotografia demonstrativa da comunidade perifítica em macrófitas artificiais após 60 dias de colonização em uma lagoa conectada da planície de inundação do Alto Rio Paraná. As imagens demonstram bancos homogêneos de menor (A) e maior complexidade estrutural (B), assim como um banco heterogêneo de complexidade estrutural intermediária (C).



APÊNDICE 3 - Modelos ranqueados pelo Critério de Informação da Akaike para predizer a abundância e riqueza de taxa de invertebrados, predadores e não predadores.

Variável resposta	Modelo	K	log Lik	R^2_{marg}	R^2_{cond}	AIC_c	Δ_i	w_i	coeficiente(s) angular(es) padronizado(s)
RIQUEZA DE TAXA									
total de invert.	0.67 +0.54 NIN	4	10.02	0.77	0.86	-9.54	0.00	0.50	NIN: 0.97
	0.11 +0.31 DFC +0.50 NIN	5	10.79	0.78	0.87	-7.58	1.96	0.19	DFC: 0.13; NIN: 0.89
	0.78 +0.04 CLO +0.52 NIN	5	10.12	0.77	0.86	-6.25	3.29	0.10	CLO: 0.06; NIN: 0.93
	0.66 -0.02 HET +0.55 NIN	5	10.06	0.77	0.86	-6.12	3.42	0.09	HET: -0.03; NIN: 0.98
	-1.72 +0.95 DFC -0.23 CLO +0.56 NIN	6	11.78	0.80	0.87	-5.57	3.97	0.07	DFC: 0.40; CLO: -0.36; NIN: 0.99
	0.11 +0.31 DFC -0.01 HET +0.50 NIN	6	10.81	0.78	0.87	-3.62	5.92	0.03	DFC: 0.13; HET: -0.02; NIN: 0.90
	0.76 -0.01 HET +0.03 CLO +0.53 NIN	6	10.14	0.77	0.86	-2.29	7.25	0.01	HET: -0.02; CLO: 0.05; NIN: 0.94
	-1.96 +1.02 DFC -0.04 HET -0.26 CLO +0.57 NIN	7	11.99	0.80	0.88	-1.36	8.18	0.01	DFC: 0.43; HET: -0.06; CLO: -0.40; NIN: 1.02
	3.36 +0.40 CLO	4	-0.40	0.40	0.40	11.30	20.84	0.00	CLO: 0.62
	3.30 +0.13 HET +0.39 CLO	5	0.14	0.43	0.43	13.72	23.26	0.00	HET: 0.18; CLO: 0.62
	0.21 +1.29 DFC	4	-1.83	0.31	0.31	14.16	23.70	0.00	DFC: 0.55
	3.50 -0.05 DFC +0.41 CLO	5	-0.40	0.40	0.40	14.80	24.34	0.00	DFC: -0.02; CLO: 0.64
	0.21 +1.27 DFC +0.11 HET	5	-1.49	0.33	0.33	16.98	26.52	0.00	DFC: 0.54; HET: 0.15
	3.68 -0.15 DFC +0.14 HET +0.43 CLO	6	0.16	0.43	0.43	17.68	27.22	0.00	DFC: -0.07; HET: 0.18; CLO: 0.68
	3.38 +0.14 HET	4	-5.19	0.03	0.03	20.89	30.43	0.00	HET: 0.18

continua...

...contuação

Variável resposta	Modelo	K	log Lik	R^2marg	R^2cond	AIC_c	Δi	wi	coeficiente(s) angular(es) padronizado(s)
não predadores	0.80 +0.50 NIN	4	10.17	0.74	0.84	-9.84	0.00	0.50	NIN: 0.97
	0.25 +0.31 DFC +0.45 NIN	5	10.94	0.75	0.84	-7.88	1.96	0.19	DFC: 0.14; NIN: 0.88
	0.91 +0.04 CLO +0.47 NIN	5	10.28	0.74	0.84	-6.56	3.28	0.10	CLO: 0.06; NIN: 0.92
	0.79 -0.01 HET +0.50 NIN	5	10.17	0.74	0.84	-6.35	3.49	0.09	HET: -0.01; NIN: 0.97
	-1.70 +0.98 DFC -0.24 CLO +0.52 NIN	6	11.99	0.77	0.85	-5.98	3.86	0.07	DFC: 0.46; CLO: -0.42; NIN: 1.01
	0.25 +0.31 DFC +0.00 HET +0.45 NIN	6	10.94	0.75	0.84	-3.88	5.96	0.03	DFC: 0.14; HET: 0.00; NIN: 0.88
	0.91 +0.00 HET +0.04 CLO +0.47 NIN	6	10.28	0.74	0.84	-2.56	7.28	0.01	HET: 0.00; CLO: 0.06; NIN: 0.92
	-1.87 +1.03 DFC -0.03 HET -0.26 CLO +0.53 NIN	7	12.09	0.77	0.85	-1.57	8.27	0.01	DFC: 0.48; HET: -0.05; CLO: -0.45; NIN: 1.03
	3.21 +0.35 CLO	4	1.63	0.39	0.39	7.23	17.07	0.00	CLO: 0.61
	3.15 +0.12 HET +0.35 CLO	5	2.12	0.42	0.42	9.76	19.59	0.00	HET: 0.17; CLO: 0.61
	0.47 +1.12 DFC	4	0.07	0.29	0.29	10.36	20.19	0.00	DFC: 0.53
	3.62 -0.17 DFC +0.39 CLO	5	1.66	0.39	0.39	10.69	20.53	0.00	DFC: -0.08; CLO: 0.68
	0.47 +1.10 DFC +0.10 HET	5	0.37	0.31	0.31	13.25	23.09	0.00	DFC: 0.52; HET: 0.14
	3.78 -0.25 DFC +0.12 HET +0.41 CLO	6	2.18	0.42	0.42	13.65	23.49	0.00	DFC: -0.12; HET: 0.17; CLO: 0.72
	3.22 +0.12 HET	4	-3.02	0.03	0.03	16.55	26.39	0.00	HET: 0.17

continua...

...contuação

Variável resposta	Modelo	K	log Lik	R^2marg	R^2cond	AIC_c	Δi	wi	coeficiente(s) angular(es) padronizado(s)
predadores	0.00 +0.55 NIN	4	-2.12	0.77	0.77	14.75	0.00	0.51	NIN: 0.87
	-1.42 +0.63 DFC +0.50 NIN	5	-1.36	0.79	0.79	16.72	1.97	0.19	DFC: 0.15; NIN: 0.79
	0.11 +0.14 CLO +0.50 NIN	5	-1.69	0.78	0.78	17.37	2.63	0.14	CLO: 0.13; NIN: 0.80
	0.01 -0.04 HET +0.55 NIN	5	-2.09	0.77	0.77	18.18	3.43	0.09	HET: -0.03; NIN: 0.88
	-1.76 +0.76 DFC -0.05 CLO +0.50 NIN	6	-1.35	0.79	0.79	20.69	5.95	0.03	DFC: 0.18; CLO: -0.04; NIN: 0.80
	-1.41 +0.62 DFC -0.02 HET +0.50 NIN	6	-1.35	0.79	0.79	20.71	5.96	0.03	DFC: 0.15; HET: -0.01; NIN: 0.80
	0.11 -0.01 HET +0.14 CLO +0.50 NIN	6	-1.69	0.78	0.78	21.37	6.62	0.02	HET: -0.01; CLO: 0.12; NIN: 0.80
	-1.81 +0.78 DFC -0.02 HET -0.06 CLO +0.51 NIN	7	-1.33	0.79	0.79	25.28	10.53	0.00	DFC: 0.19; HET: -0.02; CLO: -0.05; NIN: 0.81
	1.38 +0.70 CLO	4	-12.07	0.40	0.43	34.64	19.89	0.00	CLO: 0.63
	1.25 +0.30 HET +0.70 CLO	5	-11.12	0.45	0.49	36.24	21.49	0.00	HET: 0.22; CLO: 0.63
	-4.39 +2.36 DFC	4	-13.04	0.34	0.36	36.58	21.83	0.00	DFC: 0.57
	0.45 +0.38 DFC +0.60 CLO	5	-12.04	0.40	0.43	38.08	23.33	0.00	DFC: 0.09; CLO: 0.54
	-4.39 +2.31 DFC +0.26 HET	5	-12.40	0.38	0.40	38.80	24.05	0.00	DFC: 0.56; HET: 0.20
	0.96 +0.12 DFC +0.29 HET +0.67 CLO	6	-11.12	0.45	0.49	40.23	25.49	0.00	DFC: 0.03; HET: 0.22; CLO: 0.60
	1.38 +0.30 HET	4	-16.64	0.06	0.06	43.79	29.04	0.00	HET: 0.23

continua...

...contuação

Variável resposta	Modelo	K	log Lik	R^2marg	R^2cond	AIC_c	Δi	wi	coeficiente(s) angular(es) padronizado(s)
ABUNDÂNCIA									
total de invert.	1388.17 -498.96 DFC +220.87 CLO	5	-107.64	0.69	0.69	229.28	0.00	0.68	DFC: -0.92; CLO: 1.52
	1425.18 -519.08 DFC +27.50 HET +225.45 CLO	6	-106.79	0.71	0.71	231.58	2.30	0.22	DFC: -0.96; HET: 0.16; CLO: 1.55
	163.99 +92.23 CLO	4	-111.55	0.45	0.57	233.61	4.33	0.08	CLO: 0.64
	155.38 +19.14 HET +91.87 CLO	5	-111.23	0.47	0.59	236.45	7.17	0.02	HET: 0.11; CLO: 0.63
	-387.43 +227.38 DFC	4	-115.91	0.18	0.43	242.33	13.05	0.00	DFC: 0.42
	-387.33 +224.46 DFC +15.89 HET	5	-115.76	0.19	0.44	245.52	16.24	0.00	DFC: 0.42; HET: 0.09
	172.57 +20.13 HET	4	-118.48	0.01	0.23	247.47	18.19	0.00	HET: 0.12
não predadores	1331.65 -483.27 DFC +203.58 CLO	5	-104.97	0.70	0.70	223.95	0.00	0.71	DFC: -1.00; CLO: 1.57
	1364.78 -501.28 DFC +24.62 HET +207.68 CLO	6	-104.10	0.72	0.72	226.20	2.25	0.23	DFC: -1.04; HET: 0.16; CLO: 1.61
	146.17 +77.95 CLO	4	-109.38	0.42	0.57	229.25	5.30	0.05	CLO: 0.60
	138.71 +16.55 HET +77.65 CLO	5	-109.07	0.43	0.58	232.14	8.19	0.01	HET: 0.11; CLO: 0.60
	-302.68 +185.31 DFC	4	-113.56	0.16	0.43	237.61	13.66	0.00	DFC: 0.39
	-302.59 +182.74 DFC +13.94 HET	5	-113.41	0.16	0.44	240.82	16.87	0.00	DFC: 0.38; HET: 0.09
	153.25 +17.39 HET	4	-115.75	0.01	0.27	242.00	18.05	0.00	HET: 0.11

continua...

...contuação

Variável resposta	Modelo	K	log Lik	R^2marg	R^2cond	AIC_c	Δi	wi	coeficiente(s) angular(es) padronizado(s)
predadores	17.97 +13.54 CLO	4	-76.38	0.34	0.49	163.27	0.00	0.59	CLO: 0.57
	16.80 +2.60 HET +13.52 CLO	5	-76.21	0.34	0.50	166.43	3.16	0.12	HET: 0.09; CLO: 0.57
	-84.40 +41.94 DFC	4	-77.97	0.23	0.41	166.44	3.17	0.12	DFC: 0.47
	52.81 -14.19 DFC +17.07 CLO	5	-76.29	0.35	0.50	166.58	3.31	0.11	DFC: -0.16; CLO: 0.72
	-84.40 +41.58 DFC +1.96 HET	5	-77.89	0.24	0.41	169.78	6.51	0.02	DFC: 0.47; HET: 0.07
	57.59 -16.66 DFC +2.87 HET +17.67 CLO	6	-76.08	0.36	0.51	170.16	6.89	0.02	DFC: -0.19; HET: 0.10; CLO: 0.74
	19.33 +2.74 HET	4	-81.09	0.01	0.14	172.68	9.41	0.01	HET: 0.10

DFC: dimensão fractal cumulativa; HET: heterogeneidade; CLO: clorofila-a; NIN: número de indivíduos.