

**Universidade Federal de Goiás**  
**Departamento de Biologia Geral, Instituto de Ciências Biológicas**  
**Mestrado em Ecologia e Evolução**

**Dissertação de Mestrado**

**Análise comparativa da comunidade de macroinvertebrados aquáticos  
em diferentes micro-habitats e estudo da riqueza e raridade de espécies**

**Mestranda: Shirley Silva Costa**

**Orientador: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo**  
**Maior de 2006**

*“Love is all that you can’t leave behind.” (U2)*

*Para minha família e amigos.*

## **Agradecimentos**

Agradeço carinhosamente à minha família e a Deus por ter me colocado nela. Meus pais, Izaias e Maria do Carmo, pelo incentivo, telefonemas inesperados, pelo apoio emocional e financeiro e principalmente pelo amor que vocês têm por mim. Agradeço também às minhas irmãs pelo companheirismo, amizade, cumplicidade e carinho. Todos vocês são tudo na minha vida e essa vitória, vocês também conquistaram comigo!

Sou eternamente grata aos mestres: Adriano S. Melo, por me dar esta oportunidade, pelo voto de confiança, pelas palavras de sabedoria, pelos ensinamentos. Muito obrigada por ter me ajudado a crescer e amadurecer; Rogério B. Pereira, por interceder financeiramente por mim e à Capes, por ter atendido suas interseções; Leandro G. Oliveira, por me ceder seu laboratório e sua equipe durante o primeiro ano de mestrado; Luíz M. Bini, por me aguçar a curiosidade pelos números e ver a ecologia com outros olhos; Sandra Hartz, por abrir as portas do Departamento de Ecologia da UFRGS para me receber durante os anos de 2005 e 2006. Aos professores Heirich Hasenak e Flávia Sá pelo apoio, incentivo e confiança depositados em mim.

Também sou infinitamente grata aos meus amigos... Como esquecê-los? Míriam, Talita, Bárbara, Tatiane Melo, João Carlos, Thiago Rangel, Humberto Oliveira, Sílvia Leitão, André Limno, Ana Paula e familiares, Marisa Azzoli, Josi Cerveira, Franciele Bücher, ao LabGeo, Danielle Crashaw e Zé, ao Laboratório de Ecologia de Paisagens, Rogério, Ricardo, Juliane, Fritz, Gilberto, minhas amigas de quarto Grazi e Fabi. À Silvana, secretária do PPG Ecologia da UFRGS, pelos favores, pela paciência e amizade. Todos vocês foram muito importantes na realização desse sonho, seja nas horas difíceis ou nos momentos felizes e sempre serão lembrados com muito carinho e afeto.

## **Sumário**

Resumo .....	5
Abstract .....	6
1. Introdução .....	7
1.1. Diversidade de macroinvertebrados em diferentes micro-habitats .....	8
1.2. Componentes espaciais da diversidade .....	12
1.3. Raridade .....	14
2. Objetivos .....	17
2.1. Caracterização da macrofauna em quatro ambientes de riachos .....	18
2.2. Espécies raras numa amostra são abundantes em outros riachos ou em outros micro-habitats? .....	18
3. Material e Métodos .....	18
3.1. Área de estudo .....	18
3.2. Métodos de amostragem .....	20
3.3. Identificação do material .....	21
3.4. Análise de dados .....	22
4. Resultados .....	24
5. Discussão .....	31
6. Conclusão .....	38
7. Referências Bibliográficas .....	40
8. Apêndice .....	46

## Resumo

Macroinvertebrados bentônicos são importantes componentes da diversidade aquática, pois são conectores fundamentais dos diferentes níveis tróficos existentes em corpos d'água. No presente estudo, tal grupo foi utilizado como objeto de estudo da organização espacial e como indicadores de diferentes níveis de riqueza e diversidade. Riachos possuem uma ampla heterogeneidade espacial. Nosso principal objetivo foi demonstrar qual dos dois fatores, riachos ou micro-habitats, eram mais importantes na estruturação da comunidade aquática. Para tanto, quatro micro-habitats distintos foram analisados: i) musgos na região de interface ar-água; ii) raízes submersas de plantas terrestres; iii) folhiço depositado em remanso; iv) pedras em corredeiras. Nossos resultados demonstraram que, para comunidade de macroinvertebrados bentônicos, os micro-habitats são mais importantes na composição da comunidade do que o próprio riacho. Para três tipos de análises explanatórias realizadas, PCA, pCCA e UPGMA utilizando a distância de Bray-Curtis, houve a formação clara de quatro grupos, correspondentes aos quatro ambientes estudados, independentes do riacho. Isso nos remete ao fato de que tais micro-habitats são providos de recursos como alimento e refúgio, que são importantes para que os macroinvertebrados bentônicos ali se estabilizem por algum tempo. Contudo, não houve diferença significativa entre a riqueza encontrada em cada ambiente, quando traçada uma curva de rarefação de espécies. Ainda, para cada micro-habitat analisado, encontraram-se espécies indicadoras diferentes, pertencentes às ordens Diptera, Trichoptera, Odonata e Ephemeroptera. Em média 41% das espécies presentes numa amostra (combinação de um riacho e um micro-habitat) apareceram com apenas 1 ou 2 indivíduos. Destas espécies raras, cerca de 1/3 foram encontradas com maior abundância (abundância relativa > 1%) em outros riachos e ou micro-habitat.

Palavras-chaves: *macroinvertebrados bentônicos, micro-habitat, raridade, riqueza, espécies indicadoras.*

## **Abstract**

Benthic macroinvertebrate community is an important component of aquatic diversity, as they are fundamental connectors in the different trophic levels of running waters. In the present study, such group was the study object of the spatial organization, different richness and diversity levels indicators. Our main objective was to demonstrate which factor, streams or micro-habitat, was most important structuring the aquatic community. For such approach, four different micro-habitats were analyzed: i) moss in the air-water interface; ii) submerged roots of terrestrial plants; iii) leaf litter deposited in pools; iv) stones in riffles. The results demonstrated that micro-habitats are more important than streams in the determination of community composition. The three multivariate exploratory analysis used – PCA, pCCA and UPGMA with Bray-Curtis distance – resulted in four distinct groups, corresponding to the four studied micro-habitats, independent of streams. This is in accordance to the fact that micro-habitats are provided with food resource and shelter, important for benthic macroinvertebrate persistence. However, there was no significant difference among each micro-habitat in terms of richness when evaluated by rarefaction curves. Micro-habitats presented different indicator species, most of them belonging to insect orders such as Diptera, Trichoptera, Odonata and Ephemeroptera. Around 41% of the species present in a sample (combination of micro-habitat and stream site) appeared as singletons or doubletons (1 or 2 individuals). However, 1/3 of these rare species were present in common (relative abundance > 1%) in other micro-habitats or stream sites.

*Key words: benthic macroinvertebrates, micro-habitat, rarity, richness, indicator species.*

## 1. Introdução

Nas últimas décadas, muito se tem estudado sobre os corpos d'água e seus componentes. Os riachos, em particular, são importantes para o estabelecimento da paisagem, visto que conduzem o fluxo de energia. Isso, do ponto de vista aquático, pode ocorrer de duas maneiras: i) entre o meio terrestre e o corpo d'água e ii) ao longo do mesmo (Vannote *et al.* 1980; Cardinale *et al.* 2001).

Riachos possuem uma ampla variedade de grupos taxonômicos, tais como plantas (musgos, pteridófitas, macrófitas), algas, fungos, bactérias, invertebrados (insetos, moluscos, crustáceos) e vertebrados (peixes, mamíferos, répteis) (Allan 1995). Entre os invertebrados, os insetos destacam-se em quantidade e número de espécies (McCulloch 1986; Marques *et al.* 1999; Bispo *et al.* 2001). Diversas ordens de insetos estão representadas em riachos. Entre elas, as ordens mais frequentemente encontradas são Diptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera, Megaloptera, Coleoptera e Odonata.

A fauna aquática desempenha papel importante no funcionamento de ecossistemas lóticos. São fundamentais para a saúde dos corpos d'água, dinâmica de nutrientes, processamento de matéria e fluxo de energia. Por exemplo, o revolvimento da superfície do sedimento e a fragmentação da matéria vegetal proveniente da vegetação ripária são exemplos de processos realizados pela comunidade bentônica e que resultam na liberação de nutrientes para a água e na aeração dos sedimentos, sendo a saúde e a qualidade de um corpo d'água dependente de tais processos (Marques *et al.* 1999)

A abundância relativa e a diversidade da fauna lótica podem ser afetadas por diversos fatores ambientais. Bispo *et al.* (2001) e Huamantínco & Nessimian (1999) indicam a sazonalidade na distribuição de chuvas como um fator importante na determinação da diversidade de comunidade de invertebrados em riachos. Os regimes de chuva e seca, em sistemas tropicais, resultam em ciclos nos quais os riachos se encontram ora com pouco volume de água ora com muito. Há autores que acreditam que em períodos de cheias,

abrem-se novos micro-habitats (ou nichos) onde a comunidade pode se estabelecer (Cardinale *et al.* 2001).

Heino *et al.* (2003), estudando as relações existentes entre a riqueza de espécies regional (*RSR – Regional Species Richness*) e a riqueza de espécies local (*LSR – Local Species Richness*) argumentam que em ambientes onde há maior heterogeneidade espacial – relacionada a quantidade de macrófitas, tamanho do riacho e tipo de substrato – também é possível encontrar ambientes com maior riqueza de espécies. E ainda, que riachos com baixa qualidade da água (referente aos valores do pH) estavam associados com valores baixos de diversidade da comunidade.

### **1.1. Diversidade de macroinvertebrados em diferentes micro-habitats**

Existe uma importante e fina relação entre os macroinvertebrados e o meio no qual estão inseridos.

Riachos são providos de uma ampla heterogeneidade espacial, o que proporciona diferentes habitats aos invertebrados ali presentes (Brown 2003). Apesar desta reconhecida importância, pouco se discute sobre a distribuição espacial da comunidade de invertebrados bentônicos em seus micro-habitats *dentro* e *entre* riachos. Geralmente, tal interesse se estende apenas a alguns grupos específicos ou ainda a um determinado micro-habitat (Huamantínco & Nessimian 1999; Bispo *et al.* 2001; Glime & Clemons 1972; Trivinho-Strixino *et al.* 2000). McCulloch (1986) em seu estudo sobre a distribuição destes animais em corredeiras e poções, afirma que “...enquanto a localização geográfica e a qualidade da água teriam maior efeito nas diferenças faunísticas entre riachos, uma ampla variedade de fatores ambientais afetam distribuições dentro dos riachos”. Segundo Brown (2003), como resultado da influência dos diversos fatores que afetam a fauna em riachos, esta encontra-se distribuída de forma heterogênea dentro de riachos. Tal heterogeneidade influencia diretamente as interações ecológicas como presa-predador, competição por recursos, dinâmica de populações (inclusive formação de ilhas, Cody & Diamond 1979) e riqueza.



Um grande número e variedade de habitats em um certo espaço sugere, por exemplo, a diminuição na sobreposição de nichos. Com isso, o sistema (riachos) pode abrigar diferentes grupos funcionais – fragmentadores, coletores, raspadores e filtradores – e reduzir a competição interespecífica. Acredita-se que tal aumento de diversidade leve à estabilidade da comunidade, diminuindo as variações do fluxo de energia na mesma (Vannote 1980; Cody & Diamond 1979; Cardinale *et al.* 2001).

Segundo Robson & Chester (1999), micro-habitats podem ser vistos como mosaicos de manchas internamente similares. Estes mosaicos (e.g. pedras em corredeira) estariam situados dentro de habitats maiores (e.g. corredeiras), que por sua vez estariam inseridos dentro de habitats ainda maiores (riachos) e assim por diante, criando uma hierarquia de escalas espaciais. Sendo assim, a definição precisa de micro-habitat e habitat é dependente da escala de estudo.

O tipo de micro-habitat é um dos fatores mais importantes na determinação de comunidades biológicas, tanto em sistemas lênticos quanto lóticos. Tais micro-habitats são definidos pela combinação de diversos fatores físicos e estruturais, tais como geomorfologia, velocidade da água, vazão, complexidade espacial e tipo de substrato (orgânico ou inorgânico).

Muitas vezes só encontramos um determinado grupo de organismos em um único tipo de ambiente, porque este é o seu habitat natural. Se dois micro-habitats são muito dissimilares em composição de espécies, isto significa que os animais lá inseridos estão pouco se movendo para além de seus limites, ou seja, estão pouco se dispersando. Neste sentido, movimento de organismos entre micro-habitats causa a homogeneização da fauna. Por exemplo, Robson & Chester (1999) demonstraram que houve pouca diferença entre o micro-habitat debaixo de pedras e fendas de lajes e que isto foi devido à dispersão ativa ou passiva entre os locais estudados.

Lamouroux *et al.* (2004), fizeram um estudo sobre quais fatores (espaciais e temporais) influenciariam diretamente a relação entre a estrutura da comunidade e o habitat.

No entanto, os autores também afirmam que há alguns fatores que poderiam “mascarar” tais padrões de distribuição e organização da comunidade como, a capacidade dela se adaptar, de os organismos responderem de forma distinta às variações e de atuarem hierarquicamente sobre a multiplicidade do habitat. Eles obtiveram medidas da densidade total, velocidade, profundidade, matéria orgânica bentônica particulada e rugosidade do substrato, e concluíram que os micro-habitats analisados explicam pouco da variabilidade funcional da comunidade de invertebrados de riachos. Os autores discutem tais resultados em termos de complexidade estrutural do habitat sobre tal comunidade e as estratégias por ela desenvolvidas para: i) adaptação; ii) distribuição e deslocamento aleatório de um local instável para outro, estável; e iii) submissão às forças existentes entre habitats que se sobrepõem ou até mesmo a interferência do crescimento dos indivíduos na distribuição espacial dos mesmos sobre os micro-habitats.

Entre os diferentes micro-habitats dentro de riachos, podemos citar: i) pedras em corredeiras, ii) folhiço acumulado em remansos, iii) raízes submersas de plantas terrestres e iv) musgos aderidos à pedras na interface água-ar. O presente trabalho se deterá nestes quatro micro-habitats. Segue abaixo uma breve descrição da fauna nestes micro-habitats.

#### *i) Pedras em corredeiras*

As zonas de corredeiras são aproveitadas por invertebrados filtradores que colocam suas redes de captura (e.g. Trichoptera) ou aparelho bucal filtrador (e.g. Simuliidae) na direção do fluxo de forma a otimizar a obtenção de alimento. Nas pedras, além das espécies filtradoras, encontram-se também as raspadoras, que se alimentam principalmente de diatomáceas que crescem expostas à correnteza e à luz (Huamantico & Nessimian 1999). Durante a estação seca, a comunidade estabelecida em substratos pedregosos se torna mais estável servindo como refúgio para organismos mais jovens.

### *ii) Folhiço acumulado em remansos*

Nas áreas de águas mais lentas, acumula-se grande quantidade de partículas orgânicas, restos de madeira e folhas. Nas cabeceiras predominam invertebrados fragmentadores que são importantes conectores da cadeia de utilização de detrito, que condiz com a Teoria do Continuum Fluvial (Vannote *et al.* 1980).

### *iii) Raízes submersas de plantas terrestres*

Raízes submersas oferecem uma miríade de espaços físicos nos quais os indivíduos podem evitar predação, ficar à espera de presas e compartilhar espaço baseado nas limitações do tamanho e desse modo reduzir as competições inter- e intra-específica (Wood & Sites 2002). Elas também fornecem um substrato com características tri-dimensionais, diferentes na configuração estrutural daqueles da maioria dos outros habitats lóticos. Possuem uma fauna relativamente distinta (Wood & Sites 2002). Tal ambiente é usado de diferentes formas por macroinvertebrados, como local para oviposição, viveiro protetor para pequenas larvas, retenção de detritos vegetais e perifiton, que promovem a riqueza taxonômica da comunidade local. Raízes submersas, que possuem uma alta heterogeneidade intra-habitat (e.g. raízes de diferentes espécies de árvores), têm importância considerável na microdistribuição de invertebrados, pois fornecem um amplo espectro de refúgios, que podem servir para proteger populações contra uma variedade de perturbações abióticas ou interações bióticas.

### *iv) Musgos na região de interface ar-água*

Musgos nas áreas de interface ar-água podem ser considerados como um substrato em potencial para os organismos ali presentes, abrangendo desde algas e protozoários até invertebrados terrestres. Essa definição se deve ao fato de tal micro-habitat prover tanto alimento quanto refúgio para diferentes espécies. Estudos demonstraram que junto à alimentação direta do vegetal, invertebrados aquáticos acabam por ingerir também algas

perifíticas. Ainda, larvas filtradoras podem ser encontradas neste micro-habitat quando este se localiza em região de alta velocidade de água (Glime & Clemons 1972).

## 1.2. Componentes Espaciais da Diversidade

Whittaker (1972) foi pioneiro no estudo da diversidade e suas componentes alfa, beta e gama. Glime & Clemons (1972) afirmam que a diversidade de espécies é uma medida qualitativa, enquanto que o termo riqueza aplica-se apenas à expressão numérica da mesma.

Segundo Harrison *et al.* (1992) entende-se por diversidade alfa ( $\alpha$ ) aquela específica de um ambiente. É também chamada de diversidade local e freqüentemente medida como riqueza de espécies. Já a diversidade gama ( $\gamma$ ) (ou regional) compreende toda a diversidade existente em uma região. A diversidade beta ( $\beta$ ) é definida como a variação em diversidade de um local para outro. Se dois locais possuem a mesma composição de espécies, dizemos que a diversidade beta entre eles é nula. Por outro lado, a diversidade entre dois locais é alta quando estes possuem composição (e abundância relativa) de espécies distintas. A combinação das diversidades alfa e beta resulta na diversidade gama. Tal combinação pode ser feita de maneira multiplicativa (gama = alfa \* beta, Whittaker (1972)) ou aditiva (gama = alfa + beta, Gering & Crist (2002)).

O estudo dos componentes espaciais da diversidade, em particular a medida da diversidade beta, pode ser feito de diversas maneiras. Os primeiros trabalhos sobre o assunto sugerem índices baseados na proposição inicial de Whittaker (1972) em que beta = gama/alfa. Mais recentemente tem-se sugerido o uso de beta = gama – alfa. Em ambos os casos a diversidade alfa é definida como a média do número de espécies nas áreas de estudo. Outros índices levam em consideração não apenas o número total nas amostras, mas também a identidade das espécies. Neste caso, usa-se a informação de “ganho” e “perda” de espécies conforme se vai de uma amostra para a outra. Revisões dos diversos

índices para medir a diversidade beta usando as três abordagens acima podem ser encontradas em Wilson & Schmida (1984) e Magurran (2004).

Uma outra forma de avaliar diversidade beta é por meio do Teste de Mantel. Neste caso, estuda-se a variação em composição usando índices de distância (ou dissimilaridade) entre os locais e correlaciona-se estas distâncias biológicas com “distâncias ambientais”. Estas últimas podem ser tanto distâncias geográficas quanto distâncias multivariadas de fatores ambientais. Um exemplo de uso de tal abordagem em riachos no Brasil é o trabalho de Diniz-Filho *et al.* (1998).

A diversidade beta é, na verdade, uma medida de dissimilaridade entre ambientes. Legendre *et al.* (2005) argumentam que tal dissimilaridade pode ser causada principalmente por variações aleatórias (autocorrelacionada no espaço) e por variações nas condições ambientais.

Sobre esta última fonte de variação, Huamantincó & Nessimian (1999) afirmam que, para a ordem Trichoptera, o tamanho das partículas do substrato, a disponibilidade de alimento, a velocidade da correnteza e os fatores físico-químicos da água (ressaltando temperatura e oxigênio dissolvido) são fatores que podem influenciar a distribuição espacial do grupo ao longo de um riacho.

No intuito de diferenciar esta variação eminentemente espacial daquela causada por fatores ambientais, Legendre *et al.* (2005) sugerem o uso Análise de Correspondência Canônica Parcial (pCCA) como uma ferramenta adequada no estudo da diversidade beta. Neste caso, é possível saber quanto da variação em espécies é devido às i) distâncias das amostras no espaço geográfico, ii) distâncias das amostras no espaço de variáveis ambientais, iii) ambas as distâncias combinadas e iv) uma fração restante não explicada.

Bini *et al.* (2004) explicam que a análise fragmentada de um determinado gradiente espacial (o que denominaram *subgrupos*) leva a uma compreensão mais detalhada da diversidade, e que o tamanho do objeto de estudo possui atributos ecológicos e evolucionários que explicam os padrões de diversidade no tempo e espaço.

### 1.3. Raridade

Uma das primeiras percepções dos naturalistas quanto à diversidade de espécies é que esta era maior nos trópicos do que em regiões temperadas. Embora isto de fato tenha se confirmado posteriormente, na maioria dos sistemas ecológicos, até a década de 1960, havia dúvidas se invertebrados em riachos constituiria uma exceção.

Coletas rápidas em riachos tropicais produziram número reduzido de espécies quando comparados a riachos temperados. Stout & Vandermeer (1975) investigaram o assunto amostrando intensivamente riachos da América Central (tropicais) e da América do Norte (temperados) e concluíram que sistemas lóticos seguem o padrão geral: riachos tropicais possuem mais espécies que riachos equivalentes em regiões temperadas.

Os autores concluem que a idéia anterior, de que riachos tropicais fossem pobres, deve-se ao fato de eles possuírem comunidades compostas por poucas espécies comuns e uma infinidade de espécies raras. Em riachos temperados, embora possamos identificar um grupo de espécies dominantes, a abundância relativa destas em relação às espécies raras não é tão discrepante quanto aquela observada em riachos tropicais. Assim, por um efeito puramente amostral, coletas breves em sistemas tropicais produzem poucas espécies, enquanto que este mesmo esforço em sistemas temperados produz valores maiores.

Por outro lado, a intensificação da amostragem em riachos temperados resulta em uma saturação no número de espécies acumuladas. Em sistemas tropicais, a intensificação da amostragem leva a acréscimos graduais, mas constantes, no incremento de espécies acumuladas com pouco sinal de saturação. Portanto, quando comparados com amostragens intensas, riachos tropicais acabam se revelando muito mais diversos que aqueles de regiões temperadas.

A maneira como as espécies irão se distribuir depende do tamanho da escala espacial estudada pois, segundo Magurran & Henderson (2003), há uma associação positiva entre área e riqueza de espécies. Contudo, Longino *et al.* (2002) lembram que

riqueza estimada nunca é maior que a real. A observação dos autores é devido ao fato de quanto maior o esforço amostral, maior também será o número de espécies amostradas.

O fato de boa parte das espécies possuírem baixas abundâncias relativas, particularmente nos trópicos, instigou vários pesquisadores a examinar os fatores que geram tal padrão (Murray & Lepschi 2004; Novontný & Basset 2000). De forma genérica, porque há espécies raras e espécies comuns? Onde poderíamos encontrar espécies raras e como as variações ambientais de um bioma, por exemplo, poderiam explicar a existência das mesmas (Santoul *et al.* 2005)?

É fato que áreas que contêm espécies raras podem concentrar uma fração importante da biodiversidade regional. Porém, existem várias definições para *espécies raras* dentro do contexto ecológico, que seriam o grau de conservação das espécies, sua distribuição espacial, frequência, ocorrência dos taxons conforme a sazonalidade, dentre outros, como sugeridos por Resh *et al.* 2005.

Murray & Lepschi (2004) e Resh *et al.* (2005) afirmam que espécies raras poderiam não o ser: elas seriam mais frequentes em outros locais dentro da sua distribuição espacial ou em amostragens de longa duração, onde se denomina a raridade temporal. No entanto, segundo Murray & Lepschi (2004), certamente todas as espécies serão raras em algum lugar.

Alguns estudos sobre a raridade dos organismos em seu meio têm demonstrado que há uma grande discrepância nos dados que servem para análise de riqueza, diversidade e abundância, porque os métodos amostrais também são bastante divergentes principalmente no que diz respeito ao coletor, esforço amostral, estação na qual as coletas foram realizadas e até mesmo se o ano da amostragem foi mais seco ou úmido, em casos de sistemas tropicais (Price *et al.* 1995; Novontný & Basset 2000; Resh *et al.* 2005).

Espécies raras coletadas como indivíduos únicos, ou *singletons*, freqüentemente podem representar mais da metade das espécies amostradas, mesmo em grandes coleções (Novontný & Basset 2000; Resh *et al.* 2005; Price *et al.* 1995; Murray & Lepschi 2004).

Vários fatores podem influenciar na distribuição de espécies raras (onde encontrá-las): i) espécies transientes (ou turistas), que permanecem temporariamente e ocasionalmente em um local; ii) especialistas ou generalistas amostrados por métodos inadequados; iii) especialistas com níveis populacionais baixos, por causa da predação ou ciclo de vida; iv) generalistas alimentando-se ocasionalmente no local examinado, mas cujos níveis da população total pode ser relativamente alto quando considerado sobre todos os habitats ocupados; v) especialistas alimentando-se no habitat examinado, porém previsível e mais abundante em (poucos) outros habitats, freqüentemente próximos. As categorias (i) e (ii) representam artefatos de amostragem, (iii) é um exemplo da raridade *suffusive*, enquanto (iv) e (v) são exemplos da raridade difusa (Novontný & Basset 2000).

Dentro de riachos, uma possibilidade é que espécies raras num determinado micro-habitat e riacho possam ser abundantes no mesmo micro-habitat, mas em um outro riacho. Da mesma forma, espécies raras num micro-habitat e riacho podem ser abundantes no mesmo riacho, mas em um outro micro-habitat. Alguns fatores podem contribuir para tal observação: i) o ambiente possui condições ambientais sub-ótimas para a espécie e o seu uso acontece quando há inexistência de habitats mais favoráveis; ii) os organismos foram acidentalmente deslocados para outro ambiente, por exemplo, durante perturbações ambientais (enchentes) que os redistribuíram entre micro-habitats; iii) o método de coleta não foi muito específico, englobando áreas de outro micro-habitat.

Riachos são sistemas dendríticos, com restrições na direção de dispersão imposta pelo meio terrestre circundante (Fagan 2002). Neste sentido, uma população de um trecho de riacho está parcialmente isolada de outra população presente em riacho de outra microbacia. Como consequência desta restrição no fluxo de migrantes, as dinâmicas das populações podem ser relativamente independentes. Em um riacho tal dinâmica pode apresentar uma tendência de aumento de espécies enquanto em outro, seria de redução, podendo até chegar à extinção.



Contudo, bacias hidrográficas que se localizam em baixas altitudes contribuem para a dispersão das espécies, não obstante as raras, uma vez que no estudo de Santoul *et al.* (2005) a proximidade da nascente foi um fator de importância das condições locais que influenciou a distribuição de espécies raras ao longo de uma bacia. As causas de tais variações podem ser tanto determinísticas quanto estocásticas. No primeiro caso, fortes competidores presentes em um dos locais podem restringir a presença ou a alta abundância de espécie naquele local. No segundo caso, i) perturbações por enchentes podem afetar drasticamente a população em um riacho, mas não em outro localizado em uma diferente microbacia; ii) altas taxas de mortalidade ao longo dos estágios de vida (ovo, larva, pupa, adulto) somada com não encontro de parceiros podem fazer com que apenas algumas fêmeas consigam colocar ovos para a próxima geração, resultando em uma alta variabilidade do tamanho populacional ao longo das gerações (Bunn & Hugues 1997).

Tem-se observado que, como o estudo da raridade de espécies nas comunidades é recente, ainda não há artefatos de amostragem que garanta com precisão a inferência do tipo de raridade. Por isso, alguns autores (Resh *et al.* 2005; Murray & Lepschi 2004; Magurran & Henderson 2003; Novontrný & Basset 2000) concordam que existe uma insuficiência temporal e espacial que tendenciam as análises para medidas marginais.

## **2. Objetivos**

Neste estudo analisaremos a diversidade de macroinvertebrados entre micro-habitats e entre riachos. Especificamente, i) exploraremos a similaridade em composição e abundância relativa da fauna em quatro micro-habitats e três riachos e ii) investigaremos qual a proporção de espécies raras numa amostra (combinação de riacho e micro-habitat) é comum em outra.

## **2.1. Caracterização da macrofauna em quatro ambientes de riachos**

O primeiro objetivo deste projeto é descrever a fauna de macroinvertebrados aquáticos de quatro micro-habitats dentro de riachos: i) pedras em corredeiras, ii) folhiço depositado em poções/remansos, iii) raízes submersas de plantas terrestres e iv) musgos localizados na região de interface água-ar. Especificamente, i) analisaremos as similaridades em composição *entre os micro-habitats* de um mesmo riacho, ii) de um mesmo micro-habitat *entre riachos* e iii) particionaremos a variação em composição de espécies (diversidade beta) em componentes de espaço (i.e. riachos) e características ambientais (i.e. micro-habitats).

## **2.2. Espécies raras numa amostra são abundantes em outros riachos e ou em outros micro-habitats?**

Como citado anteriormente, as causas de raridade de espécies em amostras variam desde fatores metodológicos até fatores históricos. O segundo objetivo do trabalho é investigar qual a proporção de espécies raras numa amostra são abundantes em amostras de outros micro-habitats e ou riachos. Os resultados permitirão a separação de espécies que ocorrem genuinamente com abundância relativa baixa (as raras *stricto sensu*) daquelas que são abundantes em outros ambientes e ou locais.

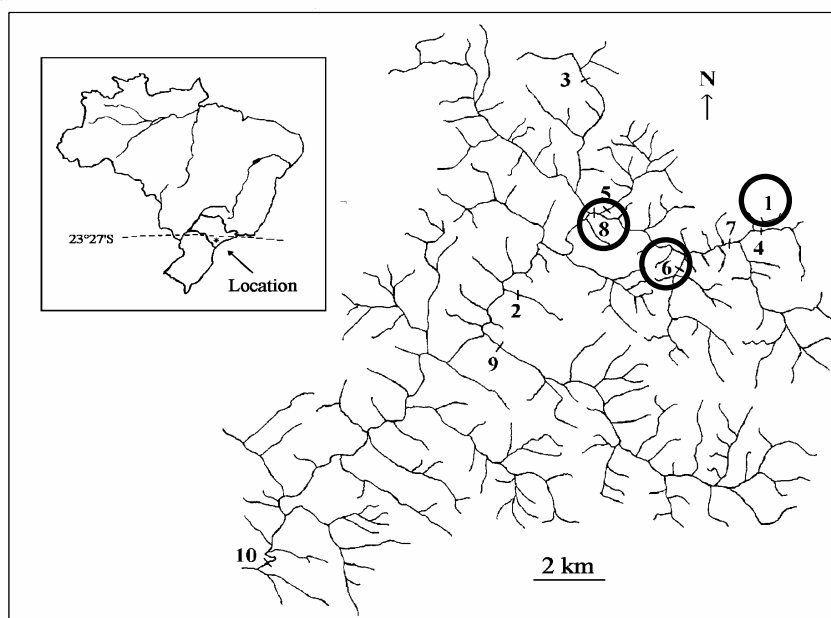
## **3. Material e Métodos**

### **3.1. Área de estudo**

Os riachos de estudo localizam-se na bacia do Rio Carmo, no Parque Estadual Intervales (lat 24°18` S, long 48°25` W), no estado de São Paulo, Brasil. A vegetação é de Floresta Tropical Ombrófila Montanhosa-Submontanhosa, conhecida como Mata Atlântica. Seu

estado de conservação é bom, exceto pela exploração de palmito (*Euterpe edulis* Mart.) em algumas áreas até os anos 80 (Melo & Froehlich 2001).

Os riachos foram selecionados com base em similaridade geológica, variação em tamanho e facilidade de acesso. Os leitos dos riachos são compostos de vários tipos de rochas, predominando aquelas de origem sedimentar. O tamanho da maioria das rochas varia de 10 a 100 cm de comprimento (Melo & Froehlich 2001). Um mapa da bacia do Rio do Carmo com os locais de estudo é apresentado na Figura 1.



**Figura 1.** Localização da bacia do Rio do Carmo no Brasil e pontos de amostragens de trabalho anterior (Melo & Froehlich 2001). Os riachos aqui estudados, designados como 1, 2 e 3, correspondem, respectivamente, aos riachos 1, 6 e 8 estudados por Melo & Froehlich (2001).

Este trabalho inseriu-se dentro do programa de pesquisa do orientador, que trabalha na área de estudo desde 1997. Durante estes anos, criou-se um banco de dados contendo amostras de pedras em corredeiras coletadas em 10 riachos (Fig. 1). As coletas foram feitas sempre no verão (fevereiro-março) ou no inverno (julho-agosto). No ano de 2004, no período entre 06 e 10 de março (verão), os riachos 1, 6 e 8 foram amostrados em três outros

ambientes, i) folhiço acumulado em poções/remanso, ii) raízes submersas de plantas terrestres e iii) musgos aderidos à pedras na interface ar-água. Em cada ambiente e riacho, coletou-se 10 unidades amostrais, num total de 90 unidades amostrais.

O riacho representado com o número 1 no mapa corresponde ao riacho 1 (Barranquinho), de primeira ordem, cuja largura abrange de 0,5-1,0 m. Sua vazão durante a estação seca é de 0,0040 m<sup>3</sup>/s. O número 6 no mapa corresponde ao riacho 2 (Três Córregos), de terceira ordem, largura 3-4 m e vazão equivalente a 0,0768 m<sup>3</sup>/s durante a estação seca. Já o riacho 3 (Carmo, número 8 no mapa) é de quarta ordem, 9-11 m de largura e vazão na estação seca 0,4934 m<sup>3</sup>/s (Melo & Froehlich 2004).

A bacia de drenagem dos riachos 1, 2 e 3 correspondem a 0,50, 3,62 e 25,19 km<sup>2</sup>, respectivamente. Ainda, no leito do riacho 1 predominam-se areia e seixos; nos demais riachos, o leito é composto de seixos e pedras grandes (Melo & Froehlich 2004).

### **3.2. Métodos de Amostragem**

As pedras em corredeiras foram coletadas com auxílio de puçá aquático em forma de U. O método consiste em remover a pedra (~20 cm diâmetro) e coletar com o puçá o material deslocado. Adicionalmente, examina-se a pedra cuidadosamente para coleta de indivíduos aderidos. A coleta de folhiço em remanso foi feita com puçá aquático. O material coletado foi armazenado em sacos ou potes plásticos até o volume de 1,5-2,0 litros. Os musgos foram coletados a partir de raspagem com canivete da zona de respingo em grandes pedras. Musgos em cada pedra compuseram uma unidade amostral. Cada unidade amostral consistiu num volume de cerca de 250 ml de material. A coleta de raízes foi feita com auxílio de tesoura e facão. Após identificar as raízes, estas eram cortadas e despejadas dentro de um puçá. Cada unidade amostral foi composta por cerca de 1,0-1,5 litros de material.

As amostragens nos quatro micro-habitats foram feitas nos três riachos. No caso das coletas em corredeiras, cada amostra (combinação de riacho e micro-habitat) foi composta pela fauna presente em 25 unidades amostrais (pedras). Para os demais micro-habitats, cada amostra foi composta por 10 unidades amostrais (volume de material).

Com exceção das pedras em corredeiras, pode-se dizer que as demais amostras são semiquantitativas. Como estamos querendo analisar a abundância *relativa* de espécies, o fato das amostras entre micro-habitats não estarem padronizadas não é um problema, visto que espécies raras são interpretadas aqui como aquelas com poucos indivíduos quando comparadas a outras espécies abundantes do *mesmo* micro-habitat. Todas as amostras foram conservadas em álcool e ou formol.

### **3.3. Identificação do material**

No laboratório fez-se a triagem do material sob microscópio estereoscópico. Visto a grande quantidade de material nas unidades amostrais de folhiço e raízes, se fez a triagem apenas da metade do material coletado. Após remoção do material do total, os organismos foram preservados em álcool 70% para posterior identificação.

Devido ao baixo conhecimento taxonômico dos macroinvertebrados bentônicos em riachos no Brasil os indivíduos foram identificados até o menor nível possível, com auxílio de chaves de identificação (e.g. Dominguez *et al.* 1992; Merrit & Cummins 1996; Holzenthal 1998; Pes *et al.* 2005) e então designados como morfoespécies.

O material coletado nas corredeiras foi identificado pelo orientador, visto que estas coletas pertenciam originalmente a outro trabalho. Tal identificação foi feita com auxílio de uma coleção de referência. Isto assegurou a uniformidade das determinações ao longo do período de trabalho. As demais unidades amostrais foram identificadas pela mestranda. Para tanto, uma nova coleção de morfoespécies foi montada. Após a conferência e

padronização das identificações com o orientador, realizou-se uma comparação entre as duas coleções (a primeira, contendo somente o material coletado em pedras e a segunda, para os outros micro-habitats analisados) a fim de se identificar qual morfoespécie era realmente nova na coleção e qual já tinha ocorrido nas pedras em corredeiras.

Um importante critério utilizado para a montagem da coleção de referência foi que característica que poderiam variar à medida que ocorre a muda das larvas tais como cor e tamanho não seriam utilizados. Porém, estruturas que poderiam ser vistas como variações claras, como espinhos nas patas ou dorso do corpo do animal, cerdas, diferentes padrões de construção e arquitetura de casas (no caso da ordem Trichoptera), tipo de brânquias (como ocorreu nas ordens Odonata e Ephemeroptera), ornamentação das partes esclerotizadas do corpo (família Elmidae), tamanho da unha, formato do abdome e cabeça, entre outras, seriam consideradas para distinguir os morfotipos. Como auxílio, para grande parte das morfoespécies foi feito um desenho esquemático, sem câmara clara, somente a título de ilustração das diferentes variações que poderiam ocorrer nas morfoespécies.

Os primeiros estágios de larvas de algumas famílias não foram considerados na identificação devido às poucas estruturas diagnósticas que elas possuem e que podem variar muito de um estágio a outro. Ainda, com o decorrer da identificação, vários indivíduos considerados inicialmente como da mesma morfoespécie, foram separados, ou vice-versa.

Devido a dificuldades na determinação de morfoespécies, larvas de Chironomidae e Acari não foram incluídas. Oligochaeta foi incluído, mas sem distinção de morfoespécies.

### **3.4. Análise de dados**

Os dados das diferentes unidades amostrais dentro de um determinado riacho e dentro de um determinado micro-habitat foram combinados e são designados daqui em diante como amostras. Obteve-se portanto 12 amostras (3 riachos x 4 micro-habitats). Visto que a

metodologia de coleta de material em cada micro-habitat é distinta, as amostras foram padronizadas dividindo-se a abundância de cada taxon numa amostra pela soma de indivíduos na mesma amostra. Com intuito de reduzir a influência de espécies muito comuns, os dados de abundância relativa foram transformados por raiz-quadrada. Esta padronização (divisão pelo total) seguida de transformação (raiz-quadrada) é conhecida por transformação de Hellinger (The R Development Core Team 2005).

As relações de semelhança entre as amostras foram avaliadas de forma exploratória utilizando-se diagramas de ordenação produzidos por Análise de Componentes Principais (PCA) e por dendrogramas produzidos por classificação hierárquica. Na análise de PCA utilizou-se matriz de correlação. Na classificação hierárquica, estimou-se a distância entre amostras por meio do índice de Bray-Curtis. Em seguida, aplicou-se o método UPGMA (Unweighted Pair-Group Average Method) sobre a matriz triangular de distâncias para obtenção do dendrograma.

Com o objetivo de se determinar a importância relativa dos dois fatores de estudo (riacho, micro-habitat) na composição e abundância relativa das morfoespécies nas amostras, obteve-se a porcentagem de variação explicada por cada um dos fatores por meio de uma Análise de Correspondência Canônica Parcial. Uma vez que os dois fatores de estudo são ortogonais (correlação = 0), o procedimento recomendado por Legendre *et al.* (2005) foi simplificado por não haver variação compartilhada pelos dois fatores. As análises de ordenação e classificação foram feitas usando funções do pacote “vegan” disponíveis no pacote “R” (The R Development Core Team 2005).

A partir das análises multivariadas descritas acima, detectou-se a formação de grupos de amostras baseados na composição e abundância relativa de espécies. No intuito de obter espécies características dos grupos encontrados, empregamos a Análise de Espécies Indicadoras (Dufrêne & Legendre 1997) para os grupos resultantes das análises multivariadas exploratórias. Após o cálculo dos Valores de Indicação (IV) de cada espécie,

obteve-se, por aleatorização, a probabilidade de um valor tão alto de IV ter surgido ao acaso. As espécies com IVs significativamente altos (i.e.  $p < 0,05$ ) foram selecionadas para caracterização dos grupos.

De forma exploratória, tabulou-se o número de espécies raras numa amostra que foram abundantes em outra. Morfoespécies raras aqui foram definidas como aquelas presentes na amostra com apenas 1 ou 2 indivíduos (unicatas, duplicatas) e abundantes, aquelas em que a abundância relativa dentro da amostra foi maior que 1%.

## 4. Resultados

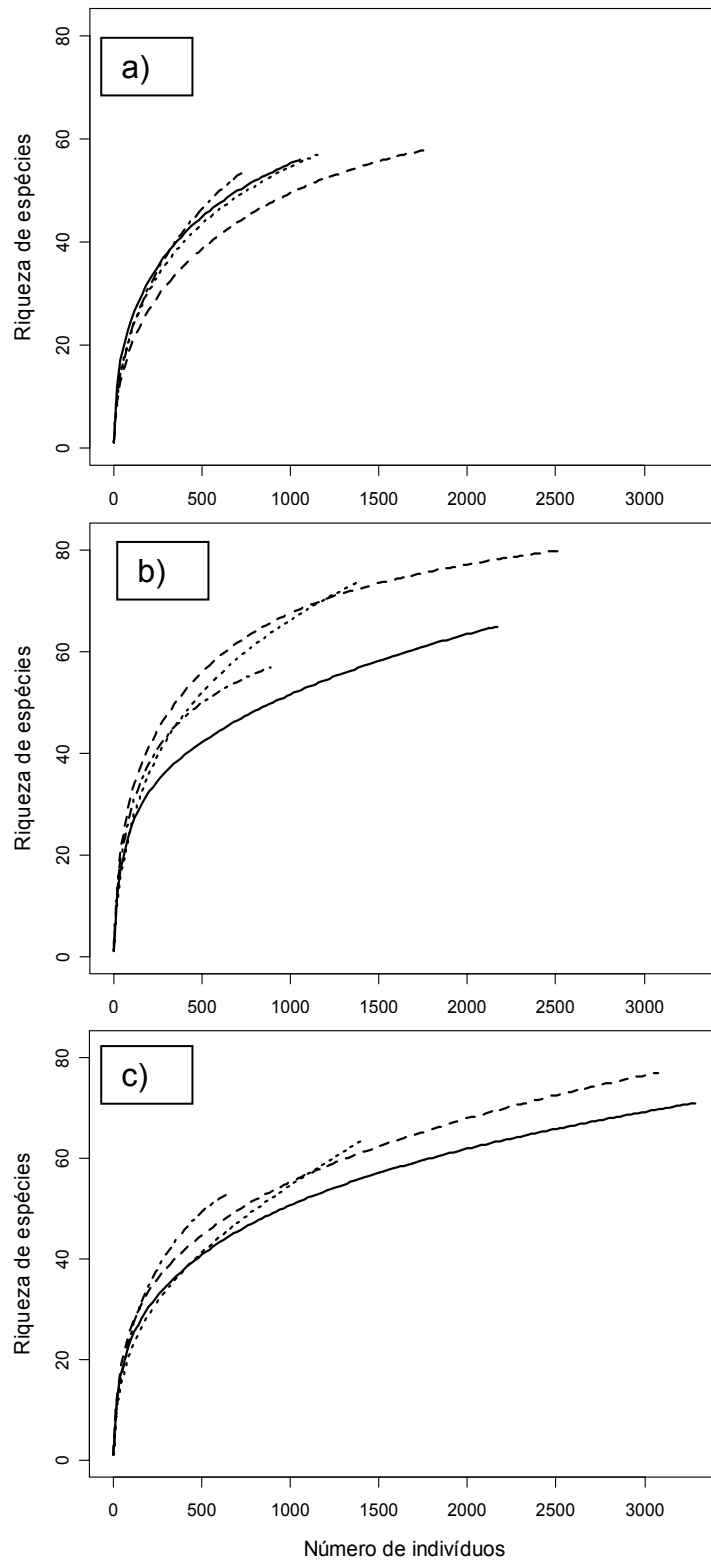
Nas 12 amostras foram encontradas 20.149 indivíduos e 191 morfoespécies. A amostra com menor número de indivíduos foi o Riacho 3 em Corredeiras, com 641 indivíduos. O número de espécies esperado em 641 indivíduos para as demais amostras está indicado na Tabela 1. As amostras obtidas em musgos apresentaram riquezas bastante próximas entre si (em média 46 morfoespécies). O mesmo ocorreu com as amostras em corredeiras (em média 52,4 morfoespécies). Nas amostras de folhiço e raízes, os riachos 1 e 3 apresentaram riquezas semelhantes, entre si e menores dos valores encontrados no riacho 2 (Tabela 1). Dentro de cada riacho, não houve uma tendência clara de um micro-habitat em particular ser mais rico ou mais pobre em espécies (Figura 2).

Definindo morfoespécies raras aquelas que apareceram com 1 ou 2 indivíduos nas amostras (unicatas, duplicatas), em média 41,2% (DP = 8,5) de cada amostra foi composta por morfoespécies raras.



**Tabela 1.** Número de indivíduos, morfoespécies e morfoespécies raras em amostras de Musgo, Folhiço, Corredeiras e Raízes em três riachos. Riacho 1 = Barranquinho, Riacho 2 = Três Córregos, Riacho 3 = Carmo.

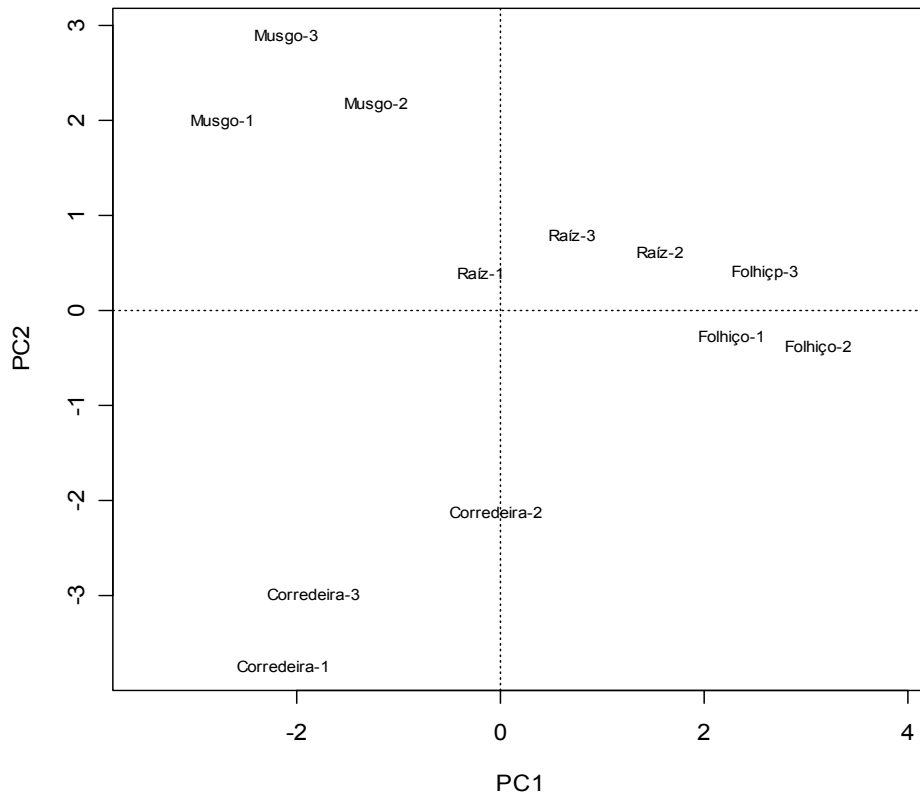
<b>Micro-habitats</b>	<b>Musgos</b>			<b>Folhiço</b>			<b>Corredeiras</b>			<b>Raízes</b>		
<b>Riachos</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
Indivíduos	1053	2168	3288	1154	1396	1428	746	891	641	1783	2524	3077
Morfoespécies	56	65	71	57	74	64	55	57	53	58	80	77
Morfoespécies em 641 indiv.	48,6	45,3	44,2	47,4	56,8	45,5	51,1	53,0	53,0	42,4	60,3	48,3
Unicatas	15	19	20	17	24	30	19	12	14	12	12	22
Duplicatas	7	9	5	7	9	3	10	6	13	13	6	9
% raras	39,3	43,1	35,2	42,1	44,6	51,6	50,9	31,6	50,9	43,1	22,5	40,2
Total de indivíduos	6509			3978			2278			7384		
Total morfoespécies	106			107			94			113		



**Figura 2.** Curvas de rarefação do número de espécies em quatro micro-habitats dentro de três riachos. a) Riacho 1, b) Riacho 2 e c) Riacho 3. — = Musgo, - - - - = Raiz; ..... = Folhiço; - . - . - = Corredeiras

Ambas análises multivariadas exploratórias (PCA e UPGMA) revelaram que os tipos de micro-habitas explicaram melhor a distribuição de espécies do que os riachos onde foram feitas as coletas. Na ordenação por PCA, as amostras foram divididas em quatro grupos distintos, independentemente dos riachos (Figura 3). O primeiro eixo explicou 17,11% da variância enquanto que o segundo, 15,21%, totalizando 32,23% da variância explicada. Tais variâncias explicadas são distintamente maiores do que aquelas esperadas por um modelo nulo de vara-quebrada ("*broken-stick*") (eixo 1 = 5,8%, eixo 2 = 4,8%). Apesar de distintos, é possível notar que os grupos formados por amostras de folhiço e raízes são bastante próximos no espaço de ordenação. Musgos e pedras em corredeiras foram ambientes bastante distintos dos demais. O primeiro eixo de ordenação separou amostras de corredeiras e de musgo das demais. Tais amostras em geral se localizam em locais com alta velocidade da água. Por outro lado, o eixo 2 da ordenação separou as amostras de folhiço e raiz das demais. Embora algumas amostras de raízes tenham sido coletadas em locais com correnteza intermediária, a maioria foi coletada em locais de baixa velocidade. Além disso, tais amostras possuem em comum a disponibilidade de substrato vegetal.

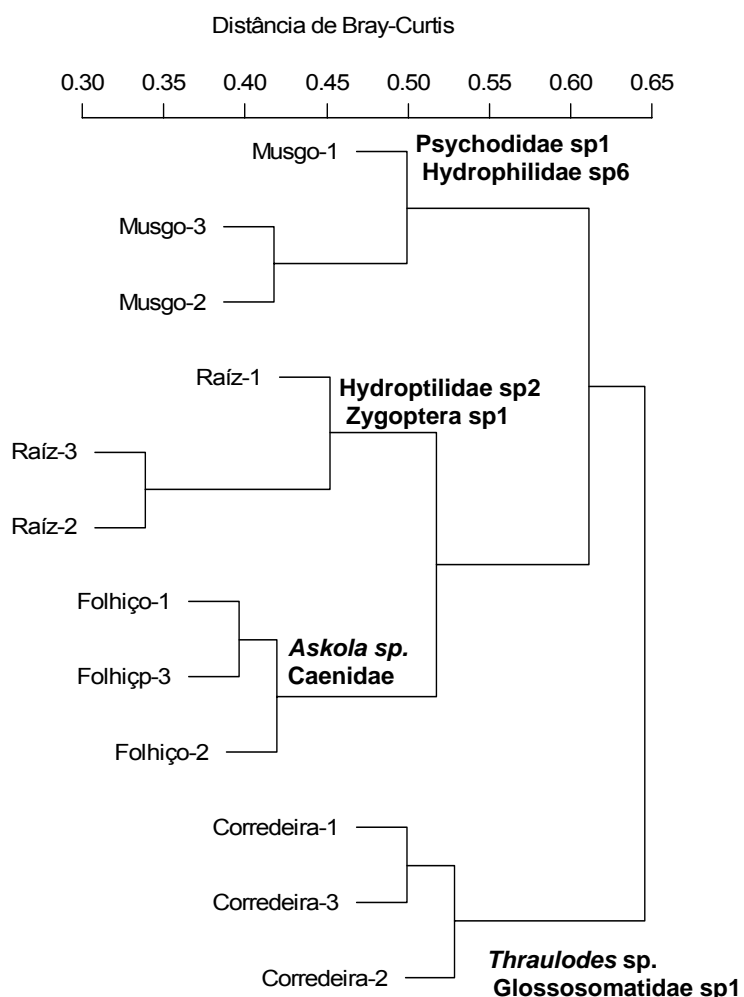
De maneira geral, a ordenação revela que micro-habitats onde predomina matéria orgânica se agruparam distintamente do micro-habitat corredeiras. Tal diferença sugere uma ordenação que além de espacial também é funcional, já que grupos que se encontram em micro-habitats com grande quantidade de matéria orgânica possuem hábitos alimentares diferentes dos encontrados em pedras, que geralmente são raspadores e filtradores.



**Figura 3.** Análise de Componentes Principais (PCA) usando matriz de correlação. O primeiro eixo, PC1, explica 17,11% da variância total e o segundo eixo PC2, 15,21%. Os números de 1 a 3 correspondem, respectivamente, aos riachos Barranquinho, Três Córregos e Carmo.

A análise de agrupamento com UPGMA revelou os mesmo quatro grupos formados na ordenação (Figura 4). As amostras mais distintas foram aquelas coletadas em corredeiras. Das amostras coletas em substrato vegetal, musgos foram um grupo a parte. Tal diferenciação concorda com a separação destas amostras daquelas coletadas em raízes e folhiço no eixo 1 da PCA (Figura 3). Mais uma vez, as características do micro-habitat foram mais relevantes para o estabelecimento da comunidade aquática do que o próprio riacho.

A partição de variâncias entre riachos e entre micro-habitat por meio da Análise de Correspondência Canônica Parcial (pCCA) confirmou os resultados obtidos na ordenação com PCA e classificação com UPGMA. Micro-habitats explicaram 42,02% da variação na composição e abundância relativa das espécies nas 12 amostras. Riachos explicaram cerca de metade da variação (22,27%) explicada por micro-habitats. O restante da variação, 35,71%, permaneceu não explicada. Isso demonstra que, apesar de distantes geograficamente, amostras obtidas de um mesmo micro-habitat são mais semelhantes entre si do que amostras de diferentes micro-habitats coletadas no mesmo riacho.



**Figura 4.** Classificação das 12 amostras (3 riachos e 4 micro-habitats) utilizando o método de ligação UPGMA e distância de Bray-Curtis. Os números de 1 a 3 correspondem, respectivamente, aos riachos Barranquinho, Três Córregos e Carmo. Morfoespécies indicadoras de cada um dos quatro grupos formados são mostradas.

As duas primeiras espécies que possuíam maior Valor de Indicação (IV) em cada micro-habitat estão citadas na figura 4 e Apêndice 1, onde estão representados os valores de indicação para as espécies com  $p < 0,05$ . Nos musgos, Psychodidae sp1 obteve IV = 100% e Hydrophilidae sp6, com IV = 90,3%. Nas raízes, o valor de indicação para Hydroptilidae sp2 = 98,3% e para Zygoptera sp1 = 78,8%. Folhiço e corredeiras obtiveram valores de indicação para *Askola sp* = 88,9% e Caenidae = 91,7%, e *Thraulodes sp* = 95,5% e Glossosomatidae sp1 = 86,7%, respectivamente.

Cerca de um terço (média = 31,3%, DP = 6,7) das espécies raras (unicatas + duplicatas) numa amostra foram comuns (abundância relativa > 1%) em pelo menos uma das outras 11 amostras (Tabela 2). A amostra Raiz do riacho 3 possuiu a menor porcentagem (19,4%) de espécies raras e que foram comuns em outras amostras. Por outro lado, mais de um terço (39,4%) das espécies raras na amostra Folhiço do riacho 3 foram comuns em outras amostras. Não houve uma tendência clara de espécies raras num determinado micro-habitat serem comuns em outros micro-habitats, e espécies raras num determinado riacho serem comuns em outros riachos.

**Tabela 2.** Número de morfoespécies raras numa amostra (linhas) que foram comuns em outras amostras (colunas). Morfoespécies raras são definidas como aquelas com 1 ou 2 indivíduos na amostra. Espécies comuns são aquelas com abundância relativa maior que 1% dentro de sua amostra. Mus = Musgo; Fol= Folhíço, Cor = Pedras em Corredeiras. N.Expl.= indica o número de espécies raras na amostra que não foram comuns em nenhuma das outras 11 amostras. Total = número de espécies raras na amostra. % Expl. = indica qual a porcentagem de espécies raras na amostra que foram abundantes em pelo menos uma das outras 11 amostras.

	1- Mus	2- Mus	3- Mus	1- Raiz	2- Raiz	3- Raiz	1- Fol	2- Fol	3- Fol	1- Cor	2- Cor	3- Cor	N.Expl.	Total	%Expl.
1-Mus	--	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	16	22	27.3
2-Mus	1	--	0	2	1	0	1	1	0	0	0	1	21	28	25.0
3-Mus	1	0	--	0	1	0	1	0	0	1	0	2	19	25	24.0
1-Raiz	3	1	0	--	0	0	0	1	0	1	0	1	17	24	29.2
2-Raiz	0	1	2	0	--	1	1	0	0	1	0	1	11	18	38.9
3-Raiz	0	1	0	0	0	--	1	0	0	2	0	2	25	31	19.4
1-Fol	2	1	0	0	0	0	--	0	1	3	0	2	15	24	37.5
2-Fol	2	0	3	0	2	1	0	--	0	1	1	2	20	32	37.5
3-Fol	2	2	1	1	1	1	1	0	--	2	0	2	20	33	39.4
1-Cor	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	0	1	19	29	34.5
2-Cor	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	--	1	13	18	27.8
3-Cor	0	1	1	2	2	1	0	1	1	1	0	--	18	28	35.7

## 5. Discussão

Embora alguns micro-habitats tenham produzido diferentes valores de riqueza de morfoespécies, a riqueza esperada (por rarefação) para um tamanho padronizado de esforço amostral mostrou-se bastante similar entre habitats (Tabela 1). Tal resultado contrasta com trabalhos anteriores mostrando diferenças em riqueza entre micro-habitats.

Nos estudos de McCulloch (1986) e Boulton & Lake (1992), remansos possuíam faunas mais diversificadas que aquelas encontradas em corredeiras. Por outro lado, Brown & Brussock (1991) encontraram maior diversidade em corredeiras do que em remansos próximos. A aparente inconsistência acima pode ser devido a um artifício de amostragem. Nos trabalhos de McCulloch (1986), Boulton & Lake (1992) e Brown & Brussock (1991) os micro-habitats mais diversificados também foram aqueles onde se obteve o maior número de indivíduos. Visto a riqueza de espécies ser extremamente dependente do esforço

amostral, é provável que as conclusões dos autores acima sejam basicamente devido a diferentes esforços amostrais nos micro-habitats. McCabe & Gotelli (2000) chamam a atenção para o fato de riqueza de espécies (i.e. esforço padronizado por indivíduos) e densidade de espécies (i.e. esforço padronizado por área) produzirem conclusões distintas em trabalhos investigando padrões de colonização de substrato seguindo um evento de perturbação. Os autores sugerem, portanto, que comparações devem ser padronizadas por indivíduos e não por área. Argumento semelhante é apresentado por Gotelli & Colwell (2001).

Em ambas análises multivariadas exploratórias (UPGMA e PCA), micro-habitats foram mais determinantes na distribuição e estabelecimento da comunidade aquática do que riachos. Assim, a análise UPGMA mostrou a formação de quatro grupos de amostras, cada um representando um micro-habitat. Folhiço e Raízes foram relativamente semelhantes entre si. Pedras em corredeiras, o único micro-habitat com substrato não-vegetal foi o grupo mais distante dos demais. A diferenciação em micro-habitats (e não em riachos) foi posteriormente confirmada pela Análise de Correspondência Canônica Parcial (pCCA). Nesta análise, micro-habitats explicaram cerca do dobro (42,02%) da variação explicada por riachos (22,27%).

O primeiro eixo da PCA separou as amostras Musgos e Pedras dos demais micro-habitats. Em comum, ambos estão em locais com alta correnteza, que propicia o estabelecimento de espécies filtradoras. De fato, Musgos e Pedras em corredeiras apresentaram grande abundância de tricópteros da família Hydropsychidae e dípteros da família Simuliidae (borrachudos) (Apêndice 1). O segundo eixo da PCA separou as amostras de Musgos das de Pedras em corredeiras, deixando em posições intermediárias as amostras de Folhiço e Raízes. Diferente das amostras de Pedras e de Musgos, as amostras de Folhiço e, em menor grau, as de Raízes foram coletadas em locais de baixa velocidade da água. Tal similaridade em velocidade da água foi refletida na grande similaridade entre



amostras de Raíz e Folhiço. Embora estudando micro-habitats um pouco diferentes, os resultados nos dois eixos da ordenação são extremamente semelhantes aos encontrados por Huamantínco & Nessimian (1999) num trabalho envolvendo Trichoptera em areia, pedras, folhiço depositado em remansos e folhiço retido em corredeiras. Em ambos os estudos, o primeiro eixo separa micro-habitats em termos de velocidade da correnteza, enquanto o segundo eixo separa micro-habitats em relação à disponibilidade de matéria orgânica. Embora não tenhamos avaliado diretamente o papel de velocidade da água e tipo de substrato (e.g. orgânico vs. inorgânico), os resultados de ordenações em nosso estudo e naquele de Huamantínco & Nessimian (1999) descritos acima indicam que esses dois fatores são fundamentais na determinação da fauna num determinado micro-habitat. Tal encontro corrobora trabalhos anteriores mostrando a importância de substrato e correnteza em comunidades lóticicas (Beisel *et al.* 1998).

No presente estudo, as comunidades de macroinvertebrados em Folhiço e Raízes foram mais semelhantes entre si do que qualquer um destes micro-habitats com corredeiras. Este resultado é distinto daquele encontrado por Wood & Sites (2002), onde as faunas de corredeiras e remansos foram mais semelhantes entre si e em conjunto bastante diferentes da fauna encontrada em raízes.

Nas análises de ordenação e também na de classificação foi possível observar que micro-habitats onde predomina matéria orgânica se agruparam distintamente do micro-habitat corredeiras. Tal diferença sugere uma ordenação que além de espacial também é funcional, já que grupos que se encontram em habitats com grande quantidade de matéria orgânica possuem hábitos alimentares diferentes dos encontrados em pedras, que geralmente são raspadores e filtradores. Oliveira *et al.* (1999), em um estudo sobre a distribuição de categorias funcionais de Trichoptera, argumentam que a disponibilidade de alimentos é um fator primordial na distribuição desse grupo em riachos. Afinal, eles representaram quatro categorias distintas (coletor, fragmentador, predador, raspador), que

durante os meses de seca atingiram picos de 62% (fragmentadores) e 79% (coletores) de representantes da comunidade. Para Dudgeon & Wu (1999) além de os micro-habitats serem locais onde as espécies podem se estabelecer, também possuem um papel fundamental na nutrição da comunidade, já que em seu estudo, demonstrou-se que o nível de consumo de plantas palatáveis, por macroinvertebrados bentônicos, representou 71% de perda de massa de folhas, em 14 dias. Estudos como os de Korsu (2004) e Dudgeon & Wu (1999) mostram que ambientes com uma grande quantidade de vegetação associada ao substrato são colonizadas pela comunidade de macroinvertebrados em um período de tempo menor do que se não houvesse matéria orgânica. Estes resultados ressaltam a importância dos micro-habitats como locais de refúgio e alimentação, onde é possível encontrar recursos dos quais a comunidade ali presente necessita (Heino *et al.* 2003, Korsu 2004, Dudgeon & Wu 1999, Paavola *et al.* 2003, Oliveira *et al.* 1999, Huamantínco & Nessimian 1999).

Num estudo anterior usando pedras em corredeiras abrangendo os três riachos deste estudo e outros sete na mesma bacia hidrográfica, Melo & Froehlich (2001) encontraram um gradiente de composição de fauna em relação a tamanho de riachos. Resultados semelhantes foram encontrados para bacias hidrográficas de outras regiões (Baptista *et al.* 2001; Paavola *et al.* 2003). Os três riachos do presente trabalho diferiram em tamanho (1<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup> e 4<sup>a</sup> ordem, respectivamente os riachos 1, 2 e 3) e no trabalho de Melo & Froehlich (2001) apresentaram faunas relativamente distintas.

Neste trabalho, mostramos que a variação na comunidade, devido à micro-habitats, é ainda maior do que aquela devido a tamanho de riacho. Em se tratando da conectividade entre os riachos, isso indica que, apesar de distantes geograficamente, amostras obtidas de um mesmo micro-habitat são mais semelhantes entre si do que amostras de diferentes micro-habitats coletadas no mesmo riacho. Resultados semelhantes são apresentados por Wood & Sites (2002) num estudo envolvendo três micro-habitats (raízes, corredeiras e

remansos) em três riachos de terceira ordem nos EUA e por McCulloch (1986) num estudo com remansos e corredeiras em dois riachos também nos EUA. No presente estudo e naqueles citados acima, os riachos eram permanentes. Num estudo de riachos temporários na Austrália, Boulton & Lake (1992) mostram que época do ano pode ser tão importante ou mesmo mais importante que micro-habitat na determinação da fauna em corredeiras e remansos.

Quanto às espécies indicadoras, Rolstad *et al.* (2002) afirmam que estas são definidas como espécies que possui a capacidade de representar a realidade das condições ambientais e biológicas de uma dada comunidade. Para tanto, Dufrêne & Legendre (1997) concordam que os índices de riqueza e diversidade são insuficientes para demonstrar tal realidade, já que a comparação de diferentes níveis de complexidade estrutural dos habitats, mesmo diante de esforço amostral padronizado, é questionável.

Nos musgos, a morfoespécie *Psychodidae sp1*, foi a que obteve maior valor de indicação, seguida de *Hydrophilidae sp 6*. Sabe-se que ambos os gêneros, nos sistemas tropicais, são bastante característicos de ambientes húmidos, como na região de interface ar-água. Nas corredeiras, onde a PCA demonstrou uma certa proximidade com musgos, a espécie *Thraulodes sp.* foi a mais representativa do micro-hábita, com IV = 95,5%, cujo habitat preferido, segundo Baptista *et al.* (2001), é principalmente de correnteza. O mesmo pode se dizer para os *Glossosomatidae sp1*, que se alimentam das algas perifíticas que crescem aderidas às rochas (Bispo *et al.* 2001).

Em folhicho, ambiente onde encontrou-se maior quantidade de folhas e gravetos, a principal espécie indicadora, com IV = 88,9%, foi *Askola sp.*, seguida de *Caenidae* (IV = 91,7%). O habitat preferencial de ambos os grupos é de águas lentas, sendo o segundo, mais comumente encontrado em lagos, entre detritos, vegetação submersa e algas filamentosas (Holzenthal 1998). *Hydroptilidae sp2* (IV = 98,3%) e *Zygoptera sp1* (IV = 78,8%) foram as duas primeiras espécies que melhor caracterizaram as raízes, que por sua

vez, foi o micro-habitat que mais se aproximou de folhiço, de acordo com a PCA e a UPGMA. Segundo Holzenthal (1998), Hydroptilidae são facilmente encontrados em águas lentas, onde se predomina algum tipo de vegetação associada, seja banco de macrófitas, algas ou raízes. Contudo, os Zygoptera possuem como característica marcante preferência por habitat de águas estáveis (Baptista *et al.* 2001), como as raízes amostradas neste trabalho.

Em média, 41,2% de cada amostra foi composta por espécies raras, aqui definidas como aquelas com 1 ou 2 indivíduos. Tal proporção variou pouco entre amostras coletadas em diferentes micro-habitats e riachos (Coeficiente de Variação = 20,6%). Esta alta proporção de espécies raras esta de acordo com outros trabalhos feitos em regiões tropicais abordando diferentes sistemas ecológicos (Stout & Vandermeer 1975; Price *et al.* 1995; Novontný & Basset 2000; Longino *et al.* 2002; Melo 2004). Por exemplo, num estudo sobre diversidade de formigas na América Central, Longino *et al.* 2002 observaram que 12% do total de espécies apareceram como unicatas, ou seja, espécies que ocorreram com apenas um indivíduo. Magurran & Henderson (2003) num estudo de longo prazo (21 anos) envolvendo peixes num estuário mostram que a comunidade pôde ser dividida em dois grupos, um composto por espécies persistentes e geralmente abundantes e outro de espécies infreqüentes com abundância variável no tempo. Num intervalo curto de tempo, este segundo grupo de espécies geralmente aparecem como raras nas amostras. Em riachos, Brown & Brussock (1991) citam que parte das espécies encontradas em remansos era comum em corredeiras próximas e sugerem que isto é devido ao contínuo deslocamento de indivíduos das corredeiras devido à força exercida pela água corrente. Wood & Sites (2002) estudaram a entomofauna associada a remansos, corredeiras e raízes e sugerem que algumas espécies comuns nos dois primeiros micro-habitats são eventualmente encontradas em raízes.

Muito se discute sobre a raridade dentro de amostragens ecológicas (Longino *et al.* 2002, Novontný & Basset 2000, Murray & Lepschi 2004, Resh *et al.* 2005). Contudo, torna-se importante ressaltar que, muitas vezes, a raridade ocorre devido a erros de amostragem, espécies transientes (turistas), altos ou baixos níveis populacionais de um determinado taxon, surgindo, assim, como ruído na análise dos dados. Isto faz com que mesmo em amostragens intensas, a curva de acumulação de espécies não atinja uma assíntota. De fato, Melo (2004) examinou inventários de seis sistemas ecológicos (árvores, anuros em serrapilheira, opiliões em serrapilheira, *Drosophila* spp. em iscas de banana, macroinvertebrados em riachos e aranhas na vegetação) e concluiu que a proporção de espécies raras é relativamente constante ao longo de diferentes intensidades amostrais. Isto ocorre porque algumas espécies deixam de ser raras com o aumento da amostragem, enquanto outras não detectadas anteriormente são adicionadas à lista. Novontný & Basset (2000) argumentam que existem dois fatores que poderiam explicar tal resultado: ou as espécies se encontram em um determinado ambiente por serem transientes (*mass effect*), ou se distribuem em vários ambientes, porém com baixa abundância. No presente estudo, cerca de 1/3 das espécies raras numa amostra puderam ser encontradas em amostras de outros riachos ou micro-habitats. Visto que os três riachos e os quatro micro-habitats de estudo representam apenas uma pequena amostra dos riachos e micro-habitats na região, poderíamos esperar que a alta fração de 2/3 das espécies raras restantes é abundante em outros riachos e ou micro-habitats. Na mesma linha de interpretação, espécies raras num determinado micro-habitat e riacho hoje podem ser comuns em outra estação do ano ou mesmo em outros anos (Resh *et al.* 2005). De fato, Bispo *et al.* (2001) mostram profundas mudanças sazonais na composição de comunidades de invertebrados em riachos de Goiás. Neste caso, espécies abundantes numa estação poderiam ser raras em outra época do ano.

## 6. Conclusões

Os principais objetivos desse estudo foram caracterizar diferentes micro-habitats e, conseqüentemente, avaliar a riqueza e raridade de espécies dentro dos mesmos. Isso nos permitiu observar se a riqueza de espécies varia entre micro-habitats e o que é mais importante na composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos, os riachos ou os micro-habitats.

Os resultados obtidos neste trabalho nos mostraram que micro-habitats foram muito mais importantes que riachos na determinação da composição e abundância relativa de macroinvertebrados. Amostras de micro-habitats próximos dentro de um mesmo riacho são mais diferentes entre si do que amostras de um mesmo micro-habitat em riachos distantes geograficamente. Isso foi demonstrado pela PCA. Contudo na análise de agrupamento, UPGMA, observamos que os ambientes de raízes e folhiço, por possuírem velocidade de correnteza relativamente baixa, quando comparada aos outros ambientes, se agruparam separadamente. E quase a metade da variação de espécies no micro-habitat (42,02%) foi explicado pela pCCA. Contudo, mesmo obtendo resultados satisfatórios, outras variações, como a velocidade de correnteza e o tamanho do riacho também poderiam explicar a distribuição espacial da comunidade (Melo & Froehlich 2001).

Em média 41% das espécies presentes numa amostra (combinação de um riacho e um micro-habitat) apareceram com 1 ou 2 indivíduos. Destas espécies raras, cerca de 1/3 foram encontradas com maior abundância (abundância relativa > 1%) em outros riachos e ou micro-habitat. Existem vários fatores que nos levam a crer que espécies que são raras em um determinado local podem se tornar abundantes em outros. Contudo, os 2/3 das espécies raras remanescentes são provavelmente, resultado da ação desses fatores, como espécies transientes (ou turistas), especialistas se dispersando ou generalistas com baixos níveis populacionais e erros de amostragem. Porém, mesmo em estudos à longo prazo

(Magurran & Henderson 2003, Resh *et al.* 2005) houve oscilações constantes entre as espécies raras e comuns dentro da comunidade.

Embora o número de morfoespécies encontrado em cada micro-habitat tenha variado bastante, o número de espécies esperado por rarefação para um tamanho amostral (em indivíduos) padronizado foi relativamente constante entre micro-habitats. Pelo fato de trabalhos de outros autores não conduzirem a tal resultado, sugere-se que estudos posteriores usem comparações baseadas em riquezas de espécies padronizadas por número de indivíduos.

## 7. Referências Bibliográficas

- Allan, J.D. 1995. Stream Ecology. Structure and function of running waters. Chapman & Hall. London.
- Baptista, D.F., D.F. Buss, L.F. M. Dorvillé e J.L. Nessimian. 2001. Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé River Basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 61:249-258.
- Biesel, J.N., P. Usseglio-Polatera, S. Thomas e J.C. Moreteau. 1998. Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia* 389: 73-88.
- Bini, L.M., J.A.F. Diniz-Filho e B.A. Hawkins. 2004. Macroecological explanations for differences in species richness gradients: a canonical analysis of South American birds. *Journal of Biogeography* 31: 1819-1827.
- Bispo, P.C., L.G. Oliveira, V.L. Crisci e M.M. Silva. 2001. A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 13: 1-9.
- Boulton, A.J. e P.S. Lake. 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. II. Comparisons of faunal composition between habitats, rivers and years. *Freshwater Biology* 27: 99-121.
- Brown, B.L. 2003. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect community. *Ecology Letters* 6:316-325.
- Brown, A.V. e P.P. Brussock. 1991. Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220: 99-108.



- Bunn, S.E. e J.M. Hugues. 1997. Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *Journal of the North American Benthological Society* 16:338-346.
- Cardinale, B.J., C.M. Smith e M.A. Palmer. 2001. The influence of initial colonization by hydropsychid caddisfly larvae on the development of stream invertebrate assemblages. *Hydrobiologia* 455: 19-27.
- Cody, M.L. e J.M. Diamond. 1979. *Stream Communities in Ecology and Evolution of Communities*. 3ª ed. The Belknap Press of Harvard University Press. Cap. 15. p. 445-449.
- Diniz-Filho, J.A. F., L.G. Oliveira e M.M. Silva. 1998. Explaining the beta diversity of aquatic insects in "Cerrado" streams from Central Brazil using Multiple Mantel Test. *Revista Brasileira de Biologia* 58: 223-231.
- Domínguez, E., M.D. Hubbard e W.L. Peters. 1992. Clave para ninfas y adultos de las familias y generos de Ephemeroptera (Insecta) sudamericanos. *Biologia Acuatica* 16:1-32.
- Dudgeon, D. e K.K.Y. Wu. 1999. Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie* 146: 65-82.
- Dufrêne, M. e P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Fagan, W.F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83:3243-3249.
- Gering, J.C. e T.O. Crist. 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters* 5:433-444.
- Glime, J.M. e R.M. Clemons. 1972. Species diversity of stream insects on *Fontinalis* spp. compared to diversity on artificial substrates. *Ecology* 53:458-464.

- Gotelli, N.J. e R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Harrison, S., S.J. Ross e J.H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology* 61:151-158.
- Heino, J., T. Muotka e R. Paavola. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology* 72: 425-434.
- Holzenthal, R. W. 1998. Aquatic Entomology. Universidade Federal do Paraná. Curso de Pós-graduação em Entomologia. Material não publicado.
- Huamantincó, A.A., e J.L. Nessimian. 1999. Estrutura e distribuição espacial da comunidade de larvas de Trichoptera (Insecta) em um tributário de primeira ordem do Rio Paquequer, Teresópolis, RJ. *Acta Limnologica Brasiliensia* 11:1-16.
- Rolstad, J., I. Gjerde, V.S. Gundersen e M. Sætersdal. 2002. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology* 16(1): 253-257.
- Korsu, K. 2004. Response of benthic invertebrates to disturbance from stream restoration: the importance of bryophytes. *Hydrobiologia* 523:37-45.
- Lamouroux, N., S. Dolédec e S. Gayraud. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23:449-466.
- Legendre, P., D. Borcard e P.R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.

- Longino, J.T., J. Coddington e R.K. Colwell. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83:689-702.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- Magurran, A.E. e P.A. Henderson. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422:714-716.
- Marques, M.G.M., R.L. Ferreira e F.A.R. Barbosa. 1999. A comunidade de macroinvertebrados aquáticos e características limnológicas das Lagoas Carioca e da Barra, Parque Estadual do Rio Doce, MG. *Revista Brasileira de Biologia* 59:203-210.
- McCabe, D.J. e N.J. Gotelli. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblage of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124:270-279.
- McCulloch, D.L. 1986. Benthic macroinvertebrate distribution in the riffle-pool communities of two east Texas streams. *Hydrobiologia* 135: 61-70.
- Melo, A.S. 2004. A critic of the use of jackknife and related non-parametric techniques to estimate species richness in assemblages. *Community Ecology* 5:149-157.
- Melo, A.S. e C.G. Froehlich. 2004. Substrate stability in streams: effects of stream size, particle size, and rainfall on frequency of movement and burial of particles. *Acta. Limnol. Bras.* 16(4): 381-390.
- Melo, A.S. e C.G. Froehlich. 2001. Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblages structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society* 20:1-16.
- Merritt, R.W. e K.W. Cummins. 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3ª ed. Kendal/ Hunt Publishing Company. USA. 862p.

- Murray, B.R. e B.J. Lepschi. 2004. Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology* 29:287-293.
- Novontný, V. e Y. Basset. 2000. Rare species in communities of tropical insects herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89:564-572.
- Oliveira, L.G., P.C. Bispo, V.L. Crisci, K.G. Souza. 1999. Distribuições de categorias funcionais alimentares de larvas de Trichoptera (Insecta) em uma região serrana do Brasil Central. *Acta Limnologica Brasiliensia* 11:173-183.
- Paavola, R., T. Muotka, R. Virtanen, J. Heino e P. Kreivi. 2003. Are biological classifications of headwater streams concordant across taxonomic groups? *Freshwater Biology* 48: 1912-1923.
- Pes, A.M.O., N. Hamada e J.L. Nessimian. 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 49:181-204.
- Price, P.W., I.R. Diniz, H.C. Morais e E.S.A. Marques. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27:468-478.
- Resh, V.H., L.A. Bêche e E P. McElravy. 2005. How common are rare taxa in long-term benthic macroinvertebrate surveys? *Journal of the North American Benthological Society* 24:976-989.
- Robson, B.J. e E.T. Chester. 1999. Spatial patterns of invertebrate species richness in a river: the relationship between riffles and microhabitats. *Australian Journal of Ecology* 25:599-607.

- Santoul, F., J. Figuerola, S. Mastrorillo e R. Céréghino. 2005. Patterns of rare fish and aquatic insects in a southwestern French river catchment in relation to simple physical variables. *Ecography* 28: 307-314.
- Stout, J. e J. Vandermeer. 1975. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *American Naturalist* 109:263-280.
- The R Development Core Team. 2005. R - A Language and Environment. v. 2.1.1, <http://cran.r-project.org>.
- Trivinho-Strixino, S., L.C.S. Correia e K. Sonoda. 2000. Phytophilous Chironomidae (Díptera) and other macroinvertebrates in the ox-bow Infernão Lake (Jataí Ecological Station, Luiz Antônio, SP, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia* 60:527-535.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell e C. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130-137.
- Wilson, M. V. e A. Schmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72:1055-1064.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Wood, D.L. e R.W. Sites. 2002. Submerged rootmats: a mesohabitat harboring a distinct insect community in Ozark Stream. *Journal of Freshwater Ecology* 17:431-440.