



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MONTES CLAROS
CCBS – Departamento de Biologia Geral
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas



LUCAS DANILO DA SILVA DURÃES

**RIQUEZA LOCAL E DIVERSIDADE BETA DE
MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DA BACIA
DO RIO PANDEIROS-MG**

Montes Claros
2010

LUCAS DANILO DA SILVA DURÃES

**RIQUEZA LOCAL E DIVERSIDADE BETA DE
MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DA BACIA
DO RIO PANDEIROS-MG**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros como pré-requisito necessário para a conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas.

Montes Claros
2010

LUCAS DANILO DA SILVA DURÃES

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO:
RIQUEZA LOCAL E DIVERSIDADE BETA DE
MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DA BACIA DO RIO
PANDEIROS-MG**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros como pré-requisito necessário para a conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas.

APROVADA: 31 de agosto de 2010

Prof. Dr. Anderson Medeiros dos Santos – Orientador - UNIMONTES

Prof. Dr. Ronaldo Reis Júnior - UNIMONTES

Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque - UFGD

Financiamento:



Apoio:



Aos meus amigos.

Se, a princípio, a idéia não é absurda, então
não há esperança para ela.

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por tudo, pois Ele é o merecedor de toda honra e glória.

Agradeço enormemente ao meu orientador, Dr. Anderson Medeiros dos Santos, pelos ensinamentos desde os tempos da graduação até o mestrado. Seus auxílios, sugestões e instruções, demonstraram sua preocupação para com meu desenvolvimento científico. Em virtude da sua atuação, eu tive a oportunidade de crescer profissionalmente durante o curso de mestrado.

Também agradeço muito ao professor Dr. Magno Augusto Zazá Borges, por ter me convidado para trabalhar no projeto “Bioindicadores de Qualidade Ambiental da Bacia do Médio São Francisco: Macrófitas Aquáticas e Invertebrados Aquáticos”. Por este feito, eu tive a oportunidade de iniciar meu projeto de dissertação. Além disso, ele me auxiliou muito em algumas coletas de macroinvertebrados aquáticos no campo.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da UNIMONTES, principalmente aos professores, por proporcionarem minha formação acadêmica.

Sou grato ao professor Dr. Marcos Callisto, da Universidade Estadual de Minas Gerais (UFMG), pelas suas excelentes aulas teóricas e práticas sobre ecologia de bentos no Parque Estadual do Rio Preto – MG.

Sou muito grato ao professor Dr. Alan Lane de Melo, também da UFMG, por ter sido super prestativo, e por ter muita paciência e boa vontade em me auxiliar na identificação dos heterópteros aquáticos.

Aos colegas do laboratório de Limnologia e Macrófitas Aquáticas da UNIMONTES (Renan, Kênya, Welha, Laudineia, Francisca, Fernanda e Carol) pela amizade e pelo companheirismo durante as coletas de dados no campo. Em especial, agradeço a Laudinéia, pela grande ajuda na triagem e identificação dos invertebrados.

A Helen e Walter (ambos do Instituto Estadual de Florestas - IEF) por terem mostrado parte da bacia do rio Pandeiros e por terem nos acompanhado em algumas coletas.

À equipe do Laboratório de Zoologia (UNIMONTES), onde trabalhei a maior parte do tempo, desde o início da minha graduação.

Ao CNPq por financiar o desenvolvimento desse projeto e ao IEF pelo apoio logístico.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Aos membros da banca: Fábio de Oliveira Roque e Ronaldo Reis Júnior; por terem aceitado o convite para compor a banca de defesa de minha dissertação.

Aos meus tios João e Letícia Silva pela formatação e correções ortográficas dessa dissertação.

Por fim, agradeço a minha família e amigos pelo incentivo e apoio.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	10
1.1 Referências	11
2 ÁREA DE ESTUDO.....	12
2.1 Referências	18
3 UM MODELO DE SIMULAÇÃO DE RIQUEZA LOCAL EM REDES HIDROGRÁFICAS: PAPEL DA CONECTIVIDADE, <i>POOL</i> REGIONAL, TEMPO DE COLONIZAÇÃO E VARIÁVEIS AMBIENTAIS.....	19
3.1 Resumo	19
3.2 Abstract	20
3.3 Introdução	20
3.4 Materiais e Métodos	22
3.4.1 Descrição do modelo.....	22
3.4.2 Probabilidades de colonização	23
3.4.3 Conectividade.....	24
3.5 Simulação.....	25
3.6 Resultados e Discussão.....	27
3.7 Conclusão.....	32
3.8 Referências.....	32
4 EFEITO DA CONECTIVIDADE FUNCIONAL SOBRE A RIQUEZA LOCAL DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS	34
4.1 Resumo	34
4.2 Abstract	35
4.3 Introdução	35
4.4 Materiais e Métodos	37
4.4.1 Coleta de macroinvertebrados aquáticos.....	37
4.4.2 Conectividade	37
4.4.3 Análise estatística	40
4.5 Resultados	40
4.6 Discussão	42
4.7 Conclusão.....	43
4.8 Referências.....	44
5 RELAÇÃO ENTRE FATORES AMBIENTAIS, ESPACIAIS E DIVERSIDADE BETA DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS.....	47
5.1 Resumo	47
5.2 Abstract	48
5.3 Introdução	48
5.4 Materiais e Métodos	51
5.4.1 Coleta de macroinvertebrados aquáticos.....	51
5.4.2 Variáveis ambientais e espaciais	51
5.4.3 Explicando a diversidade beta	52
5.4.4 Análise da diversidade beta dos pares de pontos amostrais	53

5.5 Resultados	54
5.6 Discussão	58
5.7 Conclusão.....	61
5.8 Referências.....	61
6 CONCLUSÕES GERAIS	66
APÊNDICE A - MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS COLETADOS NA BACIA HIDROGRÁFICA DO RIO PANDEIROS - MINAS GERAIS - 2008.....	67
APÊNDICE B - VALORES DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM CADA PONTO AMOSTRAL (MÉDIA ± DESVIO PADRÃO)	70
ANEXO – FRAÇÕES GRANULOMÉTRICAS EM CADA PONTO AMOSTRAL	71

1 INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais objetos de estudos da ecologia são os padrões de diversidade de espécies. Antigamente, filósofos e naturalistas se interessaram pelo estudo da diversidade, devido à natureza intrigante da questão. Atualmente, tal entendimento é favorável ao desenvolvimento de práticas eficazes de conservação da diversidade. O termo diversidade biológica, segundo a Convenção de Diversidade Biológica (CDB) refere-se à variabilidade de organismos vivos de todas as origens, compreendendo, dentre outros, os ecossistemas terrestres, marinhos e outros ecossistemas aquáticos e os complexos ecológicos de que fazem parte; compreendendo ainda a diversidade dentro de espécies, entre espécies e de ecossistemas. No presente estudo, o termo diversidade se refere somente à variedade de espécies. Sendo assim, a diversidade é dividida em três componentes (Whittaker, 1972): diversidade alfa, ou riqueza local; diversidade gama, ou riqueza regional; e diversidade beta, que é a variação na composição local de espécies em uma região.

Em ambientes lóticos, existe uma grande diversidade de espécies, sendo que a fauna de macroinvertebrados aquáticos é muito representativa. Dentre esses macroinvertebrados, os insetos aquáticos constituem um dos mais importantes grupos, sendo representada principalmente pelas ordens Ephemeroptera, Plecoptera, Odonata, Coleoptera e Diptera (Merritt & Cummins, 1996). Macroinvertebrados aquáticos são importantes organismos que formam elos nas cadeias tróficas, são alimentos para muitos peixes e são fundamentais na transformação da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (Callisto et al., 2001). Além disso, eles são usados como bioindicadores de qualidade de água em programas de monitoramento ambiental (Rosenberg & Resh, 1993, Wallace et al., 1996).

Existem várias teorias que tentam explicar e predizer a diversidade e distribuição de organismos. Como objetivos dessa dissertação, foi testada a influência da conectividade sobre a riqueza local de macroinvertebrados aquáticos, e foi testada a importância da teoria neutra e da teoria do nicho para a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos.

A bacia hidrográfica do rio Pandeiros, localizada à esquerda do rio São Francisco, no norte de Minas Gerais, foi utilizada como área de estudo. A área da bacia, de 393.060 ha, faz parte da Área de Proteção Ambiental do Rio Pandeiros (APA-Pandeiros), que apresenta as

seguintes tipologias florestais: Cerrado, Floresta Estacional Decidual, Veredas, e Pântano. A APA-Pandeiros é a maior unidade de conservação de uso sustentável do estado, onde é compatibilizada a conservação da Natureza com o uso sustentável de parte de seus recursos hídricos (Azevedo et al., 2009).

Foi desenvolvido um modelo de simulação de metacomunidades em redes hidrográficas, através do qual a riqueza local de espécies é explicada com base na conectividade dos pontos da rede. O item 3 da dissertação trata da descrição e exploração desse modelo.

Muita discussão tem ocorrido entre autores que defendem a teoria do nicho e autores que são favoráveis à teoria neutra. No item 4, a riqueza local de macroinvertebrados aquáticos é explicada considerando as idéias neutras do modelo proposto no item 3. No item 5, é testada a importância da teoria do nicho e da teoria neutra para a explicação da diversidade beta de macroinvertebrados. Portanto, este trabalho contribui para a melhor compreensão de padrões de diversidade, utilizando macroinvertebrados aquáticos da bacia do rio Pandeiros como modelos.

1.1 Referências

- Azevedo, I.F.P., Nunes, Y.R.F., Veloso, M.D.M., Neves, W.V. & Fernandes, G.W. (2009) Preservação Estratégica para Recuperar o Rio São Francisco. *Scientific American Brasil*, 74-79.
- Callisto, M., Moretti, M. & Goulart, M. (2001) Macroinvertebrados bentônicos como ferramenta para avaliar a saúde de riachos. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, 6, 71-82.
- Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1996) An Introduction to the aquatic insects of North America. 3 rd edition. Kendall/ Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. 862p.
- Rosenberg, D.M., & Resh, V.H. (1993) Introduction to freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Pages 1–9 in D.M. Rosenberg and V.H. Resh (editors). *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman and Hall, New York
- Wallace, J.B., Grubaugh, J.W. & Whiles, M.R. (1996) Biotic indices and stream ecosystem processes: results from an experimental study. *Ecological Applications*, 6, 140–151.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.

2 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na bacia hidrográfica do rio Pandeiros, localizada na Área de Proteção Ambiental do Rio Pandeiros (APA-Pandeiros), norte de Minas Gerais (14° 30' – 15° 40' S; 45° 30' – 44° 10' W). A APA, que abrange os municípios de Januária, Bonito de Minas e Cônego Marinho, foi transformada em Refúgio da Vida Silvestre (LEI: 11.901 de 01/09/1995). A APA do rio Pandeiros é a maior unidade de conservação do estado que tem como objetivos compatibilizar a conservação da Natureza com o uso sustentável de parte de seus recursos hídricos (Azevedo et al., 2009).

A APA possui uma área de 393.060 ha com as seguintes tipologias florestais: Cerrado, Floresta Estacional Decidual, e em menor proporção, Veredas e Pântano. O clima predominante é o semi-árido, temperatura entre 18 e 35 °C (Ab' Saber, 1977). O solo predominante é o latossolo vermelho com textura arenosa e areias quartizosas (Coutinho, 1978). A APA do Rio Pandeiros abriga o único pântano de Minas Gerais, que possui uma área de aproximadamente 1.200 ha.

O rio Pandeiros possui 145 km de extensão. Seus principais afluentes pela margem esquerda são os rios Catolé, Borrachudo, Macaúba e São Domingos. Pela margem direita são: Pindaibal I, Pindaibal II, São Pedro, Alegre e Mandins. O volume de água médio na estiagem é de 8 m³/s, e no período de chuva é de 24 m³/s (Fonseca et al., 2008).

A bacia do rio Pandeiros apresenta maior parte do solo recoberta por vegetação natural, principalmente por Cerrado. A segunda maior parte do solo é usada para a agropecuária (Rezende, 2009). Existe baixa densidade demográfica na área. Em 2004, a população total era de 8.164 pessoas vivendo em pequenas comunidades rurais em uma área de 3.930 Km². Este é um aspecto positivo do ponto de vista ambiental, principalmente por se tratar de uma importante sub-bacia do rio São Francisco.

Foram selecionados 22 pontos amostrais localizados em diferentes trechos de rios da bacia hidrográfica do rio Pandeiros - MG. Os pontos foram escolhidos com base na facilidade de acesso. Alguns destes pontos são locais de influência antrópica e outros são locais preservados. Onze pontos foram localizados no rio Pandeiros (Cabeceirinha, Barra São Domingos, Ponte do Padre, Caraíba, Vau, Balneário, Pandeiros B.B., Agropop, Pântano I,

Pântano II e Foz) e onze foram localizados em alguns de seus afluentes (Raposa, São Pedro, Salobro, São Domingos, Panelas, Pindaibal, Vereda Alegre, Borrachudo, Macaúba). A fim de coletar dados referentes aos períodos secos e chuvosos, as amostragens foram realizadas nos meses de fevereiro, maio, setembro e novembro de 2008. A localização dos pontos é indicada na figura 1 e tabela 1.

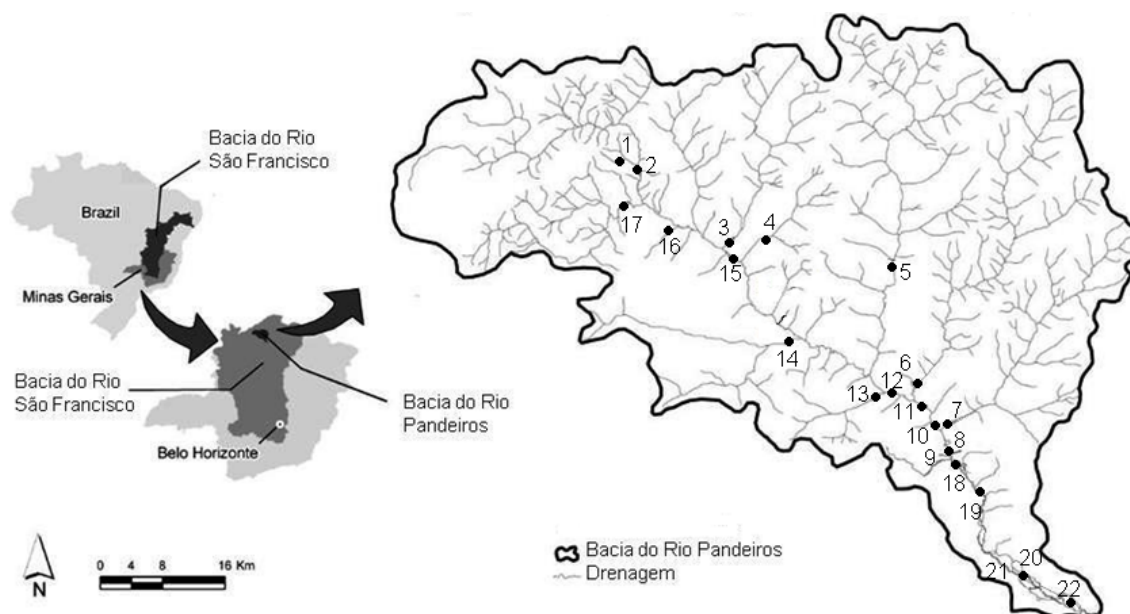


Figura 1. Bacia Hidrográfica do rio Pandeiros, com a localização dos pontos amostrais.

Tabela 1. Código, denominação e localização geográfica dos pontos amostrais.

Pontos amostrais	Denominação	Latitude	Longitude
1	Raposa	15° 10' 1" S	45° 08' 31,1" W
2	Pandeiros (Cabeceirinha)	15° 11' 4,3" S	45° 07' 25,4" W
3	São Domingos	15° 15' 44" S	45° 00' 50,7" W
4	Panelas	15° 15' 38" S	44° 58' 1,2" W
5	Catolé	15° 17' 22,6" S	44° 49' 19,8" W
6	Borrachudo	15° 25' 22,6" S	44° 47' 17,3" W
7	Macaúba	15° 28' 36,9" S	44° 44' 37,7" W
8	Afluente do Pandeiros (Nascente)	15° 30' 44,1" S	44° 45' 19" W
9	Pandeiros (Balneário)	15° 30' 48,7" S	44° 45' 14" W
10	Pandeiros (Vau)	15° 28' 42,6" S	44° 43' 23,7" W
11	Pandeiros (Caraíba)	15° 27' 2,6" S	44° 47' 22,4" W
12	Pandeiros (Ponte do Padre)	15° 26' 26,7" S	44° 49' 18,2" W
13	Alegre	15° 27' 26,6" S	44° 51' 30,9" W
14	Pindaíbal	15° 23' 02,4" S	44° 56' 41,3" W
15	Pandeiros (Barra S. Domingos)	15° 16' 54,5" S	45° 0' 45" W
16	Salobro	15° 15' 20,6" S	45° 5' 10,9" W
17	São Pedro	15° 13' 20,4" S	45° 8' 21,4" W
18	Pandeiros (B. Brasil)	15° 31' 11,4" S	44° 45' 11" W
19	Pandeiros (Agropop)	15° 36' 21,3" S	44° 42' 39,6" W
20	Pandeiros (Pântano 1)	15° 40' 0" S	44° 38' 4,8" W
21	Pandeiros (Pântano 2)	15° 40' 4,5" S	44° 38' 11,7" W
22	Pandeiros (Foz)	15° 40' 40,5" S	44° 37' 7,5" W



Figura 2. Fotos dos pontos amostrais da bacia do rio Pandeiros



Figura 2. Fotos dos pontos amostrais da bacia do rio Pandeiros (Continuação)



Figura 2. Fotos dos pontos amostrais da bacia do rio Pandeiros (Continuação)

2.1 Referências

Ab' Saber, A.N. (1977) Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais e quaternários. *Paleoclimas*, **3**, 1-18.

Azevedo, I.F.P., Nunes, Y.R.F., Veloso, M.D.M., Neves, W.V. & Fernandes, G.W. (2009) Preservação Estratégica para Recuperar o Rio São Francisco. *Scientific Aamerican Brasil*, 74-79.

Coutinho, L.M. (1978) Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. A época das queimadas e floração de espécies do estrato herbáceo subarbustivo. *Ciência e cultura*, **30**, 416.

Fonseca, E.M.B., Grossi, W.R., Fiorini, R.A. & Prado, N.J.S. (2008) PCH Pandeiros: Uma Complexa Interface com a Gestão Ambiental Regional. VI Simpósio Brasileiro Sobre Pequenas e Médias Centrais Hidrelétricas; Belo Horizonte – MG, 21 a 25 de abril de 2008.

Rezende, R.S. (2009) Efeito da qualidade ambiental e da heterogeneidade especial sobre a comunidade de macroinvertebrados bentônicos na bacia do rio Pandeiros – MG. Dissertação de Mestrado (Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, MG.

3 UM MODELO DE SIMULAÇÃO DE RIQUEZA LOCAL EM REDES HIDROGRÁFICAS: PAPEL DA CONECTIVIDADE, *POOL* REGIONAL, TEMPO DE COLONIZAÇÃO E VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Durães¹, L. D. S., Santos¹, A. M.

1: Universidade Estadual de Montes Claros

3.1 Resumo

Neste trabalho foi desenvolvido um modelo de simulação de metacomunidade a fim de explorar padrões de riqueza local de espécies aquáticas em redes hidrográficas. No modelo, as redes hidrográficas são representadas como grafos, nos quais os nós representam manchas de habitat onde as comunidades são encontradas. Cada nó possui um conjunto de diferentes valores de variáveis ambientais. A composição de espécies em cada mancha é determinada probabilisticamente, considerando a dispersão, a extinção local e a tolerância das espécies às variáveis ambientais. A riqueza local de espécies foi explicada pela conectividade das manchas de habitat. De forma geral, foi observada uma relação positiva entre riqueza local e conectividade. Esta relação foi muito dependente do tempo de desenvolvimento da metacomunidade, da tolerância das espécies em relação às variáveis ambientais, da probabilidade de extinção local e do tamanho do pool regional de espécies. Com os resultados da simulação é possível sugerir que a geometria de redes hidrográficas pode ser de grande importância para os padrões de riqueza local.

Palavras-chave: metacomunidade, simulação, conectividade, manchas de habitat, redes, probabilidade, variáveis ambientais, tolerância, dispersão, extinção.

3.2 Abstract

In this work a simulation model of metacommunity was developed to explore patterns of species richness in river networks. In the model, the networks are represented as graph; where the nodes represent patches where the communities are found. Each node has a set of different values of environmental variables. The species composition in each vertex is probabilistically determined, considering the dispersal, the local extinction and the species tolerance to environmental variables. Local richness was explained by patch connectivity. In general, was observed a positive relationship between local richness and connectivity. This relationship was highly dependent on metacommunity development time, tolerance of species in relation to environmental variables, the probability of local extinction and the size of regional species pool. With the simulation results can suggest that the geometry of networks can be very important to patterns of local richness.

Key-words: metacommunity, simulation, connectivity, patches, probability, environmental variables, tolerance curve, dispersal, extinction.

3.3 Introdução

Padrões de diversidade de espécies sempre tem sido objeto de estudos de ecólogos como MacArthur (1965), Whittaker (1972) e Hubbell (2001). A maioria das hipóteses que foram propostas para explicar esses padrões considera fatores que atuam em escala local, como a diferenciação de nicho entre espécies, que determinam a diversidade de comunidades locais. Porém, como ressaltado por Shmida & Wilson (1985), nenhuma comunidade é um sistema fechado, e a interação entre comunidades, dentro de uma região, também pode ser importante para a diversidade local.

Comunidades locais interagem entre si por meio da dispersão de espécies. Um conjunto de comunidades locais ligadas entre si por dispersão de espécies é denominado metacomunidade (Wilson, 1992). Segundo Leibold et al. (2004), a teoria de metacomunidades é de grande importância por permitir o entendimento de vários aspectos da ecologia de comunidades. Essa teoria tem sido considerada em vários trabalhos com objetivo de compreender padrões de diversidade. Alguns trabalhos que utilizaram a teoria de metacomunidades indicam que a influência regional sobre as comunidades locais pode

depende da dispersão de espécies (Mouquet & Loreau, 2003; Shurin & Allen, 2001). Segundo Cadotte (2006), por exemplo, altas taxas de dispersão de organismos podem elevar a diversidade alfa e reduzir a diversidade beta de uma região.

Com a finalidade de obter um melhor entendimento de padrões de diversidade em metacomunidades, vários modelos têm sido desenvolvidos, baseados na teoria do nicho, na teoria neutra e em ambas (por exemplo: Mouquet & Loreau, 2003; Hubbell, 2001; Gravel et al., 2006, respectivamente). Entretanto, foram desenvolvidos poucos modelos que simulam a dinâmica de metacomunidades em redes hidrográficas. Em especial, o modelo de Economo & Keitt (2008) mostra a importância da estrutura de redes de metacomunidades, estruturadas por processos neutros, para a diversidade alfa, beta e gama. Muneeppeerakul et al. (2007) desenvolveram um modelo estocástico para explorar a dinâmica e padrões de diversidade de vegetação ripária.

Com exceção da teoria neutra de Hubbell (2001), assume-se que comunidades desenvolvem-se segundo algumas regras de montagem como: limitação na dispersão e restrições ambientais (Belyea & Lancaster, 1999). Considerando essas limitações, foi elaborado, no presente trabalho, um modelo de simulação de metacomunidades de espécies aquáticas em uma rede hidrográfica fictícia, a fim de entender potenciais processos que geram padrões de riqueza das comunidades.

A influência da conectividade de manchas de habitat da rede sobre a riqueza local foi o principal fator analisado. Em ecologia de metapopulações, a conectividade é um atributo de uma mancha (Hanski, 1999). Com o aumento da conectividade entre manchas, há maior probabilidade de colonização. Portanto, a riqueza deve ser maior em manchas mais conectadas. Para cada localidade da rede, foi calculada uma medida de conectividade que foi relacionada com a riqueza local. Foi investigado também o efeito do tamanho do pool regional de espécies, de características ambientais locais e do tempo de desenvolvimento da metacomunidade sobre a relação entre a riqueza e conectividade.

3.4 Materiais e Métodos

3.4.1 Descrição do modelo

O modelo, elaborado no software R 2.11.1, simula a dinâmica de uma metacomunidade em uma rede hidrográfica em um intervalo de tempo (Δt) de 0 a t . O modelo é baseado no sistema fonte-escoadouro (*source-sink*), com a diferença de que os tamanhos das populações não foram considerados aqui. Segundo este sistema, para uma determinada espécie, um habitat de boa qualidade produz um excesso demográfico. Esse habitat é denominado fonte. Habitats que têm um déficit demográfico são chamados escoadouro. As populações que vivem nesses últimos podem não persistir sem migração a partir dos habitats fonte.

As redes hidrográficas foram representadas como grafos, que consistem em um conjunto de vértices ligados por retas. Cada vértice corresponde a uma mancha que pode ser ocupada por qualquer população do *pool* regional de espécies. Os vértices de grau igual a 1 (ligados somente a um outro vértice) representam as nascentes, exceto um deles, que corresponde à foz.

O tamanho do pool regional de espécies é escolhido previamente. Dessa forma pode ser verificada a influência da riqueza regional sobre a riqueza local na metacomunidade simulada. As espécies do pool regional dispersam-se somente ao longo das redes, podendo alcançar qualquer mancha, com menor ou maior probabilidade, dependendo de suas capacidades de dispersão.

Para caracterizar variações ambientais nas redes, foi considerado um conjunto de quatro variáveis ambientais fictícias, cujos valores variam entre as manchas de habitat das redes. Foi assumido que as espécies possuem uma curva de tolerância normal para cada variável ambiental.

Para simplificação do modelo, foi assumido também que: não há possibilidade de exclusão competitiva nas manchas de habitat, embora possa haver sobreposição dos nichos de algumas espécies; que a metacomunidade é um sistema fechado, ou seja, não há invasão de espécies de fora; e que todas as populações têm a mesma probabilidade de extinção. Além disso, não foi considerada a especiação.

O modelo desenvolvido no presente trabalho é estocástico. A ocorrência das espécies em uma mancha i no tempo t (exceto $t=0$) depende da probabilidade das espécies dispersarem para essa mancha, a partir de outras manchas onde ocorriam no tempo $t - 1$, da probabilidade das espécies tolerarem as condições ambientais da mancha i e da probabilidade de não serem extintas na mancha i . No tempo zero, é escolhida, aleatoriamente, uma única mancha de ocorrência na rede para cada espécie. As funções de probabilidades de colonização, assumidas neste modelo, são descritas abaixo.

3.4.2 Probabilidades de colonização

No modelo, o cálculo da probabilidade de colonização de uma mancha i da rede por uma população, a partir de uma mancha de origem j , depende da distância entre a mancha i e a mancha de origem j , das variáveis ambientais da mancha i , e de uma probabilidade de extinção por fatores estocásticos. A probabilidade de colonização, segundo Hanski (1999) é inversamente proporcional à distância entre as manchas de habitat e é calculada como:

$$P_{li} = P_{li}(d_{ij}) \times \prod_{k=1}^n P_{li}(v_{ki}) \times (1 - P_{ext})$$

Eq. 1

$$P_{li}(d_{ij}) = \exp(-\alpha_l d_{ij})$$

Eq. 2

onde $P_{li}(d_{ij})$ é a probabilidade da espécie l colonizar a mancha j em função da distância entre as manchas i e j (d_{ij}). α_l é um coeficiente relacionado à capacidade de dispersão da espécie l , que determina a inclinação da curva. $P_{li}(v_{ki})$ é a probabilidade da espécie l colonizar a mancha i em função de v_k , que é o valor da variável ambiental k na mancha i . P_{ext} é a probabilidade de extinção local. Por motivo de simplificação, todas as espécies apresentaram um mesmo valor de α , que é escolhido previamente.

Neste modelo, a probabilidade de colonização, em função das variáveis ambientais da mancha i , é calculada da seguinte forma:

$$P_{li}(v_{ki}) = \prod_{k=1}^n e^{\left(\frac{-(v_{ki} - \mu_{lk})^2}{2\sigma_{lk}^2} \right)}$$

Eq. 3

onde n é o número de variáveis; μ_{lk} representa o valor ótimo da variável k para a espécie l e σ_{lk} é um parâmetro que define a tolerância da espécie l para a variável k . Quanto maiores os valores de σ , maior a amplitude de nicho das espécies.

A média de σ para o pool regional de espécies é escolhida antes da simulação. Portanto, pode ser simulado o desenvolvimento de uma metacomunidade com espécies muito tolerantes (com maior média σ) e pouco tolerantes (com menor média σ). Os valores de μ_{lk} são os respectivos valores v_k das manchas de ocorrência das espécies no tempo zero.

Como em determinado tempo t , pode haver n manchas da rede ocupadas pela espécie l , a probabilidade de colonização da mancha i , pela espécie l , no tempo t , é calculada como:

$$P_{li}(t) = P(E_{ij} \cup E_{im} \cup \dots \cup E_{in}) \times P(v_{ki}) \times (1 - P_{ext})$$

Eq. 4

onde E_{ij} , E_{im} e E_{in} são os eventos de colonização da mancha i a partir de j , m e n , que são as manchas de habitat nas quais a espécie l ocorria no tempo $t-1$.

Uma relação óbvia entre a riqueza local e as probabilidades de colonização das espécies é:

$$R_i \cong \sum_{l=1}^n P_{li}$$

Eq. 5

onde R_i é a riqueza local. O somatório de P_{li} é interpretado como a riqueza esperada em i .

3.4.3 Conectividade

Conectividade é uma característica de mancha de habitat que expressa o quanto uma mancha está conectada com as demais manchas de uma região (Hanski, 1999). Para

calcular a conectividade das manchas de habitat, foram medidas as distâncias entre as manchas ao longo da rede. A conectividade foi calculada como:

$$C_i = \sum_{j=1}^n e^{(-\alpha \cdot d_{ij})}$$

Eq. 6

onde C_i é a conectividade da mancha i . Esta fórmula é similar à equação de Hanski (1999).

É importante ressaltar que o termo conectividade na literatura sobre água doce pode se referir a coisas diferentes. Ward (1997), por exemplo, definiu o termo conectividade ribeirinha como a transferência de energia através da paisagem ribeirinha. Pringle (2003) usa o termo conectividade hidrológica para se referir ao transporte de matéria, energia e organismos dentro e entre elementos do ciclo hidrológico.

Nesse trabalho, “conectividade” tem um sentido similar ao dado por Hanski (1999). Conectividade, segundo Hanski (1999), refere-se ao número estimado de organismos imigrantes que chegam a uma determinada mancha a partir de manchas vizinhas. Similarmente, o termo, usado aqui, se refere ao número provável de organismos que tem o potencial de migrar para um determinado ponto de uma rede hidrográfica, caso a abundância de organismos não variasse nos demais pontos da rede. Portanto, a medida de conectividade que foi proposta é relacionada à estrutura da rede hidrográfica.

3.5 Simulação

A dinâmica de diferentes metacomunidades foi simulada a fim de entender os padrões de riqueza local em uma rede. A rede hidrográfica utilizada nas simulações é representada na figura 1. Os valores escolhidos das variáveis ambientais de cada ponto são mostrados na tabela 1.

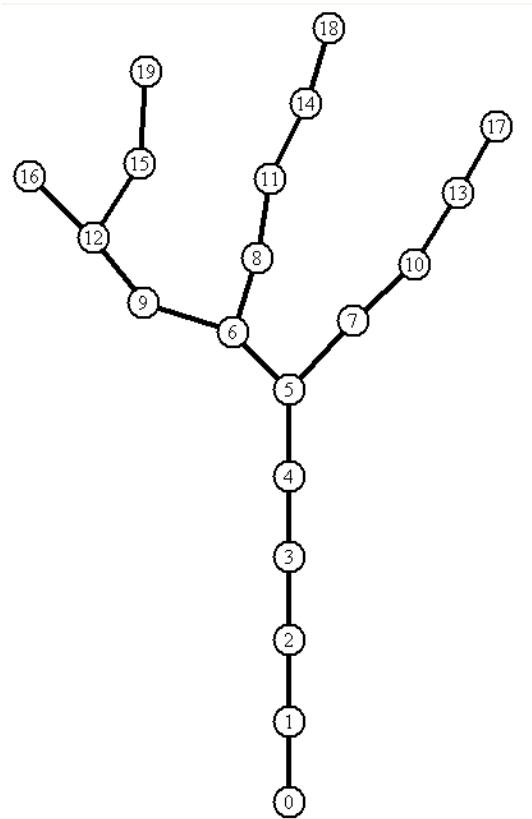


Figura 1. Representação da rede hidrográfica utilizada nas simulações.

Tabela 1. Valores escolhidos das variáveis ambientais de cada mancha.

Mancha de habitat	Var. 1	Var. 2	Var. 3	Var. 4
0	11	0	13	1
1	10	5	12	1
2	9	10	11	1
3	8	15	10	1
4	7	20	9	1
5	6	25	8	1
6	5	35	6	10
7	5	30	8	1
8	4	50	6	10
9	4	45	4	10
10	4	35	7	1
11	3	65	5	10
12	3	55	3	10
13	3	40	6	1
14	2	80	4	10
15	2	75	2	10
16	2	80	3	10
17	2	45	5	1
18	1	95	3	10
19	1	85	1	10

Para investigar o efeito do tempo sobre a riqueza local de espécies foi simulada a dinâmica de duas metacomunidades com $\bar{\sigma}_k$ igual a 10000 e 50, respectivamente, até o tempo $t = 20$. O valor de α escolhido para as espécies das duas metacomunidades foi igual a 1.

Para testar o efeito da conectividade, do tamanho do *pool* regional, de $\bar{\sigma}_k$ e da probabilidade de extinção local sobre a riqueza local, foram ajustados modelos lineares generalizados, todos com distribuição de erros quasipoisson.

3.6 Resultados e Discussão

Com a exploração do modelo de metacomunidade, diferentes padrões de riqueza local foram revelados. De forma geral, foi observado que manchas de habitat mais conectadas apresentam maior riqueza de espécies, conforme era esperado. De acordo com os resultados da simulação, a relação entre riqueza e conectividade pode depender do tempo de desenvolvimento das comunidades locais, da tolerância das espécies em relação às variáveis ambientais, da probabilidade de extinção local e do tamanho do *pool* regional de espécies.

Com o tempo de desenvolvimento das comunidades locais, foi observada uma tendência geral de aumento do número de espécies locais até uma saturação de espécies. Para metacomunidades cujas espécies eram generalistas, todas as manchas de habitat da rede apresentavam todas as espécies do *pool* regional, depois de determinado tempo, que era maior para manchas menos conectadas. Para metacomunidades com espécies especialistas, depois de determinado tempo, a riqueza local de todas as manchas flutuava em torno de um valor de riqueza, inferior à riqueza regional (figura 2 e 3). Portanto, só era observada uma relação entre riqueza e conectividade até um determinado tempo. O tempo inicial igual a zero pode ser interpretado como um momento após um distúrbio, no qual a riqueza das manchas é baixa ou zero. Com o passar do tempo, as manchas são colonizadas pelas demais espécies da região até a saturação de espécies.

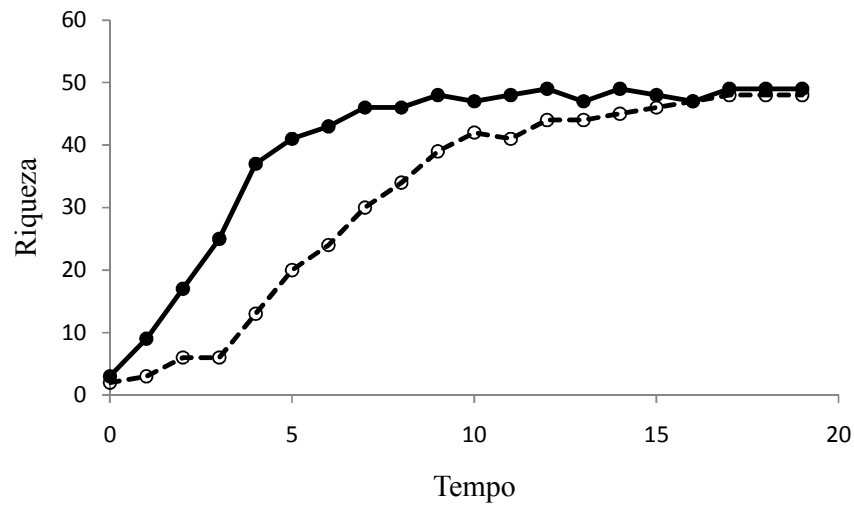


Figura 2. Relação entre riqueza local e tempo, observada em uma mancha com conectividade igual a 1,98 (linha contínua) e em outra mancha da mesma rede com conectividade igual a 0,59 (linha pontilhada); para $\alpha = -1$, $\overline{\sigma}_k$ (médias de sigma das espécies correspondentes às quatro variáveis ambientais) = 10000, $P_{ext}=0,05$, pool regional = 50.

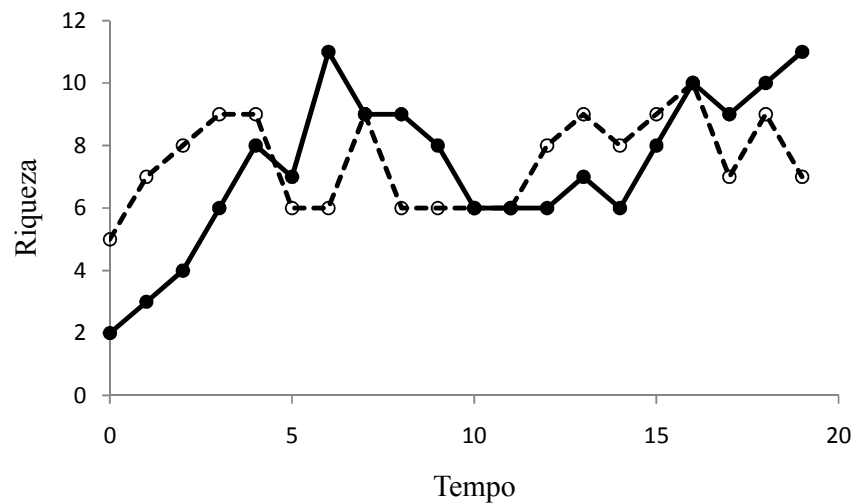


Figura 3. Relação entre riqueza local e tempo, observada em uma mancha com conectividade igual a 1,98 (linha contínua) e em outra mancha da mesma rede com conectividade igual a 0,59 (linha pontilhada); para $\alpha = -1$, $\overline{\sigma}_k = 50$, $P_{ext}=0,05$, pool regional = 50.

O tamanho do *pool* regional de espécies deve ser o fator mais importante para definição da relação entre riqueza e conectividade. A probabilidade das populações do *pool* regional de espécies estarem localizadas, no tempo t , mais próximas às manchas de maior

conectividade é maior que a probabilidade destas populações estarem localizadas mais próximas às manchas de menor conectividade. Isso explica a relação positiva entre riqueza local e conectividade. Se, em geral, manchas mais conectadas são mais facilmente colonizadas do que manchas mais isoladas, a relação entre riqueza e conectividade deve ser mais forte quando o pool regional de espécies é grande (figura 4). Quando o pool regional é pequeno, a diferença de riqueza entre manchas mais conectadas e mais isoladas pode ser menor, pois, por simples acaso, a maioria das espécies pode preferir condições locais próprias de certas manchas isoladas. Assim, o somatório das probabilidades de colonização dessas manchas pode não diferir muito. Mas, se o *pool* regional de espécies é grande, deve ser observado um número semelhante de espécies que preferem condições próprias de manchas isoladas e de espécies que preferem condições próprias de manchas mais conectadas. Portanto, uma vez que existem várias espécies adaptadas a diferentes manchas da rede, as manchas mais conectadas recebem espécies mais facilmente do que manchas isoladas, que são influenciadas por menos manchas da rede.

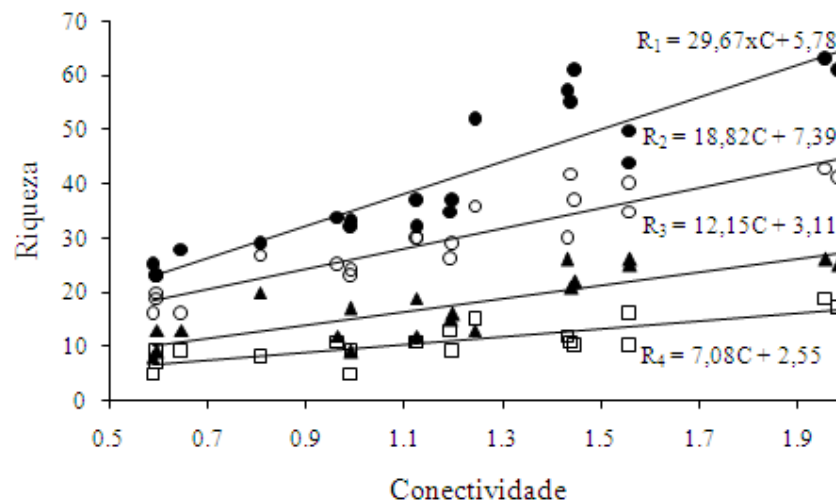


Figura 4. Relação entre riqueza e conectividade. $\bar{\sigma}_k = 1000$, $P_{ext} = 0,05$, $\alpha = 1$, $t = 5$. *Pool* regional = 25 (quadrados, R_4), 50 (triângulos, R_3), 75 (círculos vazios, R_2), 100 (círculos preenchidos, R_1). $P < 0,05$.

O quanto que as espécies são tolerantes às variáveis ambientais pode ser mais importante do que a capacidade de dispersão das espécies na determinação de ocorrências locais, ou vice versa. Se as espécies são pouco tolerantes, as características ambientais locais são mais importantes para determinar a composição local de espécies. Por outro lado, se as espécies são muito tolerantes, características ambientais são insignificantes para determinar a

composição local, sendo a capacidade de dispersão o único fator importante. Nesse caso, a probabilidade de ocorrência futura de uma espécie em uma mancha da rede, depende da distância desta às manchas onde esta espécie ocorre previamente. Conseqüentemente, como existem várias espécies na metacomunidade, a chance de que pelo menos uma seja encontrada próxima da mancha em questão é maior quanto maior a sua conectividade. Portanto, deve ser verificada uma forte relação entre riqueza e conectividade quando as espécies são mais tolerantes às variáveis ambientais (figura 5).

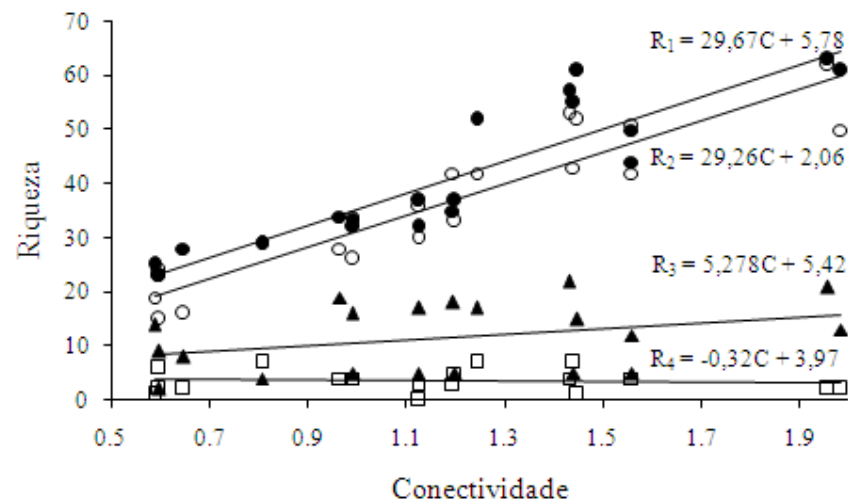


Figura 5. Relação entre riqueza e conectividade. $Pool_{regional} = 100$, $P_{ext} = 0,05$, $\alpha = 1$, $t = 5$. $\bar{\sigma}_k = 1$ (quadrados, R_4), 10 (triângulos, R_3), 100 (círculos vazios, R_2), 1000 (círculos preenchidos, R_1). $P < 0,05$.

As diferentes relações entre riqueza e conectividade de metacomunidades cujas espécies possuem diferentes probabilidades de extinção local são devidas a razões semelhantes às discutidas no parágrafo anterior. Se as espécies possuem grandes probabilidades de extinção local, fatores estocásticos que causam a extinção podem ser mais importantes do que a dispersão de espécies, para a estruturação de comunidades locais. No modelo desenvolvido no presente trabalho, as populações de quaisquer espécies tem a mesma probabilidade de extinção local. Embora isso não seja realista, pois a probabilidade de extinção depende do tamanho populacional, mesmo em metacomunidades reais deve haver interação semelhante entre conectividade e extinção local. A figura 6 mostra a relação entre riqueza e conectividade de metacomunidades com diferentes probabilidades de extinção local.

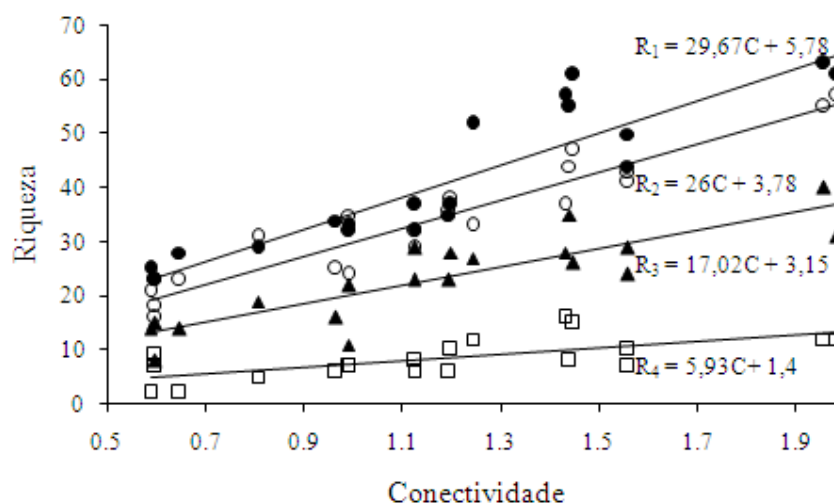


Figura 4. Relação entre riqueza e conectividade. $Pool_{regional} = 100$, $\bar{\sigma}_k = 1000$, $\alpha = 1$, $t = 5$. $P_{ext} = 0,05$ (círculos preenchidos, R_1), $0,1$ (círculos vazios, R_2), $0,2$ (triângulos, R_3), $0,4$ (quadrados, R_4). $P < 0,05$.

Através dos resultados obtidos com as simulações, é notado que a riqueza local depende da localização da mancha de habitat na rede, em interação com a capacidade de dispersão das espécies. Grant et al. (2007) também tem sugerido que a geometria de redes hidrográficas tem importantes conseqüências para a distribuição de espécies aquáticas. Segundo estes autores, locais de zona de confluência em redes hidrográficas recebem mais espécies do que locais isolados na rede.

Estudos experimentais devem ser realizados com o objetivo de verificar a validade deste modelo para a explicação da diversidade de organismos em redes hidrográficas reais. Para tanto, é necessário saber a relação das espécies com as variáveis ambientais que determinam suas distribuições e também dispor de informações sobre a capacidade de dispersão das espécies.

Esses estudos são muito importantes para o conhecimento dos fatores que determinam os padrões de diversidade observados nestes sistemas. Caso seja verificado que a manutenção da riqueza local de espécies, em redes hidrográficas, dependa da dispersão de indivíduos provenientes de outros locais da rede, planos que visem à conservação de toda rede hidrográfica devem ser priorizados. Nesse caso, a escolha de bacias como unidades de preservação, por exemplo, é justificada. Portanto esses estudos podem ser de grande importância para a biologia da conservação.

3.7 Conclusão

Com o modelo de simulação desenvolvido neste trabalho é verificado uma relação positiva entre conectividade e riqueza. A relevância da estrutura da rede sobre a riqueza local é dependente de características das espécies, como a capacidade de dispersão e a tolerância às variáveis ambientais, do tamanho do pool regional de espécies e da probabilidade de extinção local. Pesquisas com dados reais devem ser realizadas com o intuito de testar a validade deste modelo de simulação.

3.8 Referências

- Belyea, L.R. & Lancaster, J. (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, **86**, 402–416.
- Cadotte, M.W. (2006) Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *The American Naturalist*, **167**, 913-924.
- Clarke, A., Nally, R.M., Bond, N. & Lake, P.S. (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, **53**, 1707–1721.
- Economo, E.P. & Keit, T.H. (2008) Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. *Ecology Letters*, **11**, 52–62.
- Grant, E.H.C., Lowe, W.H. & Fagan, W.F. (2007) Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, **10**, 165–175.
- Gravel, D., Canham C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399-409.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford UK Print On.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P.J., Chase, M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601- 613.
- MacArthur, R.H. (1965) Pattern in species diversity. *Biological Reviews*, **40**, 510-533.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source–sink metacommunities. *The American Naturalist*, **162**, 544–557.

Muneepeerakul, R., Weitz, J.S., Levin, S.A., Rinaldo, A. & Rodriguez-Iturbe, I. (2007) A neutral metapopulation model of biodiversity in river networks. *Journal of Theoretical Biology*, **245**, 351–363.

Pringle, C.M. (2003) The Need for a More Predictive Understanding of Hydrologic Connectivity. *Aquatic Conservation*, **13**, 467–471.

R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Shmida, A., Wilson, M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1–20.

Shurin, J.B. & Allen. (2001) Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *The American Naturalist*, **158**, 624–637.

Ward, J.V. (1997) An Expansive Perspective of Riverine Landscapes: Pattern and Process Across Scales. *River Ecosystems*, **6**, 52–60.

Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213–251.

Wilson, D.S. (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984–2000.

4 EFEITO DA CONECTIVIDADE FUNCIONAL SOBRE A RIQUEZA LOCAL DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS

Durães¹, L. D. S., Santos¹, A. M., Borges¹, M. A. Z.

1: Universidade Estadual de Montes Claros

4.1 Resumo

O objetivo desse trabalho foi verificar a influência da estrutura espacial de uma rede hidrográfica e de variáveis ambientais sobre a riqueza de macroinvertebrados aquáticos. Foi utilizada a bacia hidrográfica do rio Pandeiros – Brasil, como área de estudo, na qual foram escolhidos 22 pontos amostrais, onde foram coletados os macroinvertebrados e medidas um conjunto de variáveis ambientais, no ano de 2008. Foi desenvolvida uma medida de conectividade de pontos da rede, com base na probabilidade de dispersão de macroinvertebrados, através do arraste. Com as variáveis ambientais foi estimada a riqueza esperada em cada ponto amostral, considerando somente as probabilidades de colonização para cada *taxon* em função das variáveis medidas, assumindo que as curvas de tolerância são normais. Dos macroinvertebrados coletados só foram considerados nas análises as ordens Trichoptera e Ephemeroptera e a família Hyalellidae. A riqueza foi explicada somente pela conectividade, sendo observada uma relação positiva. Com os resultados obtidos é sugerida a importância da estrutura da rede hidrográfica para a determinação da riqueza local de macroinvertebrados.

Palavras-chave: macroinvertebrados, riqueza local, conectividade, colonização, rede hidrográfica.

4.2 Abstract

The aim of this study was to assess the influence of the spatial structure of a river system and environmental variables on the aquatic macroinvertebrates richness. It was used Pandeiros'

river basin - Brazil, as study area, in which 22 sample points were chosen, where the macroinvertebrates were collected and measures a set of environmental variables, in the year 2008. Was developed a connectivity measure of network points, based on the probability of dispersal of macroinvertebrates along the river system. The connectivity measure is related to the drift. With environmental variables was estimated expected richness in each sample point based on the probability of colonization for each *taxon*, assuming that the tolerance curves are normal. Of macroinvertebrates collected were not included in the model orders Trichoptera and Ephemeroptera and family Hyalellidae. Richness was explained only by connectivity, being observed a positive relationship. The results show the importance of network to determine macroinvertebrates' local richness.

Key-words: macroinvertebrates, local richness, conectivity, colonization, network.

4.3 Introdução

Um dos principais objetivos da ecologia é a compreensão de padrões de diversidade de espécies e processos subjacentes (Ricklefs & Schluter, 1993; Brown, 1995; Zhou & Zhang, 2008). A diversidade de espécies pode ser controlada por um conjunto de fatores locais e/ou regionais (Srivastava, 1999).

Um importante fator estruturador de comunidades locais é a dispersão de espécies. A dispersão é relacionada a um relevante conceito da ecologia de paisagens e da ecologia de metapopulações, que é a conectividade (Merriam, 1984; Moilanen & Hanski, 2001). Este conceito foi introduzido primeiramente por Merriam (1984), com relação à interação entre os atributos das espécies e a estrutura da paisagem na determinação dos movimentos da biota entre mancha de habitat. Em ecologia de metapopulações, a conectividade é uma característica de mancha de habitat (Hanski, 1999). Uma importante previsão da teoria de metapopulações (Hanski, 1999; Söderström & Herben, 1997) é que, com o aumento da conectividade entre manchas, há maior probabilidade de colonização. Assim, manchas mais conectadas com as demais manchas de uma região devem conter mais espécies do que manchas isoladas.

Em contraste com o grande interesse teórico em redes como as que representam a conectividade de fragmentos florestais, tem havido pouca discussão sobre conectividade em

sistemas com diferentes geometrias de rede, como as redes hidrográficas, que são do tipo dendríticas. O termo dendrítico refere-se ao padrão geométrico de bifurcação arborescente (Grant et al., 2007). A principal consequência da arquitetura dendrítica é influenciar os padrões de dispersão, podendo facilitar a recuperação das populações em declínio e aumentar a diversidade em locais de confluência. O isolamento espacial imposto pela geometria da ramificação da rede pode também interagir com a mobilidade individual retardando a disseminação espacial de espécies ao longo da rede. Assim, a geometria desse tipo de redes pode influenciar a distribuição das espécies dentro da rede, determinando padrões de diversidade de espécies (Grant et al., 2007).

Estudos que verificam a influência da conectividade sobre a diversidade local de macroinvertebrados aquáticos em redes hidrográficas são escassos na literatura (exemplo: Leigh & Sheldon, 2009). Muitos estudos sobre diversidade alfa de macroinvertebrados em riachos de cabeceira são fortemente influenciados pela perspectiva linear do conceito do rio contínuo (RCC) (Eyre et al., 2005; Megan et al., 2007). Vannote et al. (1980), que propuseram o RCC, sugeriram que a riqueza de espécies aumenta com o tamanho do riacho atingindo um valor máximo em riachos de médios curso e decresce em riachos de baixo curso. De acordo com a perspectiva do RCC, fatores locais podem alterar consideravelmente a composição e a diversidade de macroinvertebrados aquáticos. Todavia, como esses organismos experimentam freqüentes e imprevisíveis distúrbios e mostram uma elevada capacidade de dispersão, Palmer et al. (1996) sugeriram que fatores regionais controlam a diversidade de macroinvertebrados.

Clarke et al. (2008) mostram a importância de se considerar a estrutura de redes para explicar padrões de diversidade de macroinvertebrados. Estes autores sugerem que riachos de cabeceira, por estarem isolados, devem possuir baixa diversidade α de macroinvertebrados aquáticos, comparados com riachos de ordens médias.

Neste trabalho foi considerada a influência da conectividade sobre a riqueza local de espécies de macroinvertebrados aquáticos. Um modelo foi desenvolvido para explicar a diversidade local de macroinvertebrados, com base na conectividade de pontos da rede hidrográfica. A conectividade foi considerada um atributo dos pontos amostrais. Assim, foi testada a hipótese de que a riqueza aumenta em função do aumento da conectividade.

4.4 Materiais e Métodos

4.4.1 Coleta de macroinvertebrados aquáticos

As coletas de macroinvertebrados aquáticos em cada ponto amostral foram realizadas utilizando-se uma rede em formato de “D” com malha de 500 μm , com esforço amostral delimitado por tempo (10 minutos por ponto amostral). As capturas foram realizadas próximas à vegetação marginal e junto aos substratos de fundo. Os indivíduos coletados foram acondicionados em recipientes plásticos, fixados com solução de etanol 70% e levados para o laboratório de Limnologia e Macrófitas Aquáticas da Universidade Estadual de Montes Claros para posterior triagem e identificação segundo Pérez (1988) e Merritt & Cummins (1996). Foram realizadas 4 coletas, em cada ponto, no ano de 2008, nos meses: fevereiro, maio, setembro e novembro. Dos macroinvertebrados coletados, foram considerados neste trabalho somente indivíduos das ordens Ephemeroptera e Trichoptera, além de Hyalellidae, por falta de algumas informações sobre a capacidade de dispersão dos demais macroinvertebrados.

4.4.2 Conectividade

Várias medidas de conectividade são utilizadas em estudos de fragmentos florestais. Todas essas medidas consideram as distâncias entre os fragmentos na determinação da conectividade, sendo próprias para manchas de habitats separadas espacialmente em uma região.

Uma rede hidrográfica pode ser pensada como um conjunto de pequenas manchas separadas entre si por uma distância infinitamente pequena. Dessa forma, para medir a conectividade de um ponto i da rede, podem ser consideradas todas as distâncias medidas entre o ponto i e os outros pontos da rede.

Aqui é desenvolvido um método de se calcular a conectividade de um ponto de uma rede hidrográfica, com base nas probabilidades esperadas dos organismos dos demais pontos da rede migrar para este ponto. Estas probabilidades são calculadas em função das distâncias entre os pontos da rede hidrográfica e da capacidade de dispersão da espécie em questão.

Segundo Hanski (1999), a probabilidade de um organismo de uma dada espécie mover de uma mancha i no espaço para uma mancha j é calculada conforme a equação 2 do capítulo 1. O valor de α pode ser obtido a partir de estudos de marcação e recaptura. Esta equação é semelhante à equação dada por Lutscher et al. (2005) para o cálculo da probabilidade de dispersão de indivíduos de ambientes lóticos, por movimentos brownianos em função do arraste.

Um ponto de uma rede hidrográfica pode receber macroinvertebrados aquáticos imigrantes através da dispersão ativa ou passiva desses organismos. A forma mais comum de dispersão passiva de macroinvertebrados é o arraste, em função da correnteza, embora existam outras formas como: foresia ou pela ação do vento (Bilton et al., 2001). A dispersão ativa se dá principalmente através do vôo de insetos alados, os quais mostram diferentes capacidades de dispersão, dependendo do grupo taxonômico (Bilton et al., 2001).

Um ponto de uma rede hidrográfica pode ser conectado com os pontos localizados a jusante através do arraste e do vôo de insetos; e pode ser conectado com os pontos à montante somente através do vôo dos insetos. Assim, é interessante considerar estas duas formas de conectividade a fim de explicar a riqueza. Entretanto, devido a falta de algumas informações sobre a capacidade de dispersão de insetos aquáticos adultos que ocorrem na região do estudo, só foi considerada a conectividade em relação ao arraste.

Sendo assim, a conectividade de um ponto i de uma rede hidrográfica, em relação ao arraste, considerando a rede como um contínuo de pontos, pode ser calculada da forma:

$$C_i = \sum_{r=1}^n \int_0^{\alpha d_{ir}} e^{-x} dx - \sum_{s=1}^n \int_0^{\alpha d_{is}} e^{-x} dx$$

Eq. 1

onde C_i é a conectividade do ponto i em relação ao arraste; d_{ir} é a distância entre o ponto i e o ponto r ; $r(1,...,n)$ são as nascentes da rede localizadas à montante do ponto i ; d_{is} é a distância entre o ponto i e o ponto s ; $s(1,...,n)$ são os pontos de confluência da rede localizados à montante do ponto i . As distâncias consideradas neste cálculo são medidas ao longo dos rios.

Para calcular a conectividade dos pontos, foram medidas as distâncias (ao longo dos rios) entre cada ponto amostral e todas as nascentes e entre todos os pontos de confluência. Como os valores de α são específicos para cada *taxon*, seria conveniente

representar a conectividade dos pontos amostrais com a média dos valores de conectividade em relação a cada *taxon*. Infelizmente, não existem dados para estimação dos valores de α para todas as famílias consideradas neste estudo. Porém, a média das conectividades se correlaciona com as medidas de conectividade para cada *taxon*, exceto para aqueles com dispersão muito limitada. Se o valor de α , escolhido entre os *taxa* do pool regional, for alto, somente a riqueza de *taxa* com dispersão limitada pode ser explicada em função da conectividade. Quanto maior o valor de α , menos importância é dada para locais distantes em uma rede hidrográfica, com os quais um ponto de coleta pode estar conectado pelo movimento de indivíduos com maior capacidade de dispersão. Com os menores valores de α , é possível explicar maior parte da variação da riqueza local observada nos pontos amostrais.

Portanto, o valor de α escolhido foi obtido a partir da distância de dispersão de *Baetis sp.*, indicado por Hershey et al. (1993). Provavelmente, espécies do gênero *Baetis* possuem uma das maiores capacidades de dispersão, através do arraste, entre os outros macroinvertebrados considerados neste estudo. Hemsworth & Brooker (1979), por exemplo, estimaram as distâncias de deslocamento para algumas espécies de insetos aquáticos, sendo que *Baetis rhodani* apresentaram maior capacidade de dispersão, podendo atravessar até 10Km por arraste. Além disso, alguns estudos (Pringle & Ramirez, 1998; Callisto & Goulart, 2005) indicam que baetídeos, juntamente com chironomídeos são os grupos predominantes no arraste em regiões tropicais. Na tabela 1 são indicados valores de α para alguns macroinvertebrados.

Tabela 1. Valores de α , referentes à capacidade de dispersão em função do arraste, de alguns *taxa*, estimados a partir de dados publicados.

<i>Taxon</i>	Distância atravessada (km)	Proporção	Autor	α estimado
<i>Baetis sp.</i> (Ephemeroptera)	2	0.5	Hershey et al. (1993)	0.347
Sericostomatidae (Trichoptera)	0.436	0.003	Jackson et al. (1999)	13.324
<i>Gammarus pulex</i> (Amphipoda)	1.56	0.5	Humphries & Ruxton (2003)	0.444

4.4.3 Análise estatística

Um modelo linear generalizado foi construído com o objetivo de explicar a riqueza de macroinvertebrados. Como variável explicativa, foi examinada a conectividade. A fim de evitar pseudorepetição foram calculadas, para cada variável ambiental, as médias entre os quatro meses de coleta. Com essas médias foram calculadas as probabilidades de

colonização em cada ponto. O modelo completo foi simplificado pelo método *stepwise*. Para verificar a adequação da distribuição de erros e da função da curva do modelo, foi realizada uma análise de resíduos. A função de ligação utilizada foi a identidade. A distribuição de erros considerada foi a *quasipoisson*, por haver sobre-dispersão de erros. A significância do modelo foi testada com a análise *deviance*, utilizando o teste qui-quadrado. As análises estatísticas foram feitas no software R 2.11.1.

4.5 Resultados

Durante todo o período amostral foram coletados 10.274 indivíduos pertencentes às ordens Efemeroptera e Trichoptera, além de Hyalellidae (tabela 2). Baetidae foi a família mais abundante e mais freqüente, ocorrendo em todos os pontos amostrais. Por outro lado, a família Oligoneuriidae, foi observada em somente 2 pontos amostrais, e com baixos valores de abundância.

Tabela 2. Ocorrência de famílias de macroinvertebrados aquáticos nos pontos amostrais (indicados de 1 a 22).

Famílias	Pontos amostrais																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Baetidae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Caenidae		x		x	x	x	x	x			x	x		x	x		x	x		x		x
Leptohyphidae		x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Leptophlebiidae		x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x				x
Oligoneuriidae		x										x										
Heliopschidae				x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x		x		x	
Hydropschidae		x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x		x	
Hydroptilidae		x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				x	x
Leptoceridae		x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x		x	x	x	x	x		x	x
Polycentropodidae				x							x		x	x								x
Hyalellidae				x			x	x			x					x				x	x	

Os valores de riqueza e conectividade são indicados na tabela 3. Os pontos Caraíba e Pannels apresentaram maiores valores de riqueza, ambos com 11 *taxa*. Em contraste, no ponto Raposa foi encontrado somente Baetidae, um resultado que não foi surpreendente, por se tratar de um ponto altamente impactado por assoreamento.

Tabela 3. Valores de conectividade e riqueza de cada ponto amostral.

Pontos	Conectividade	Riqueza
Raposa	0.96	2
Cabeceirinha	1.693	9
São Domingos	1.027	6
Panelas	2.194	11
Catolé	2.179	9
Borrachudo	1.874	7
Macaúba	1.073	10
Nascente	0.015	7
Balneário	1.144	7
Vau	1.679	8
Caraíba	1.494	11
Padre	1.777	10
Alegre	1.065	8
Pindaibal	1.053	8
B. S. Domingos	2.049	9
Salobro	0.989	9
São Pedro	1.462	9
B. Brasil	1.501	6
Agropop	1.914	6
Pântano I	0.252	5
Pântano II	1.426	9
Foz	1.531	7

Conforme era esperado, a riqueza de macroinvertebrados foi proporcional à conectividade. De acordo com o modelo desenvolvido para calcular a conectividade de pontos de uma rede, em relação ao arraste, pontos localizados nas extremidades da rede possuem menor conectividade do que os pontos centrais. Os pontos de menor conectividade, na rede hidrográfica do rio Pandeiros, foram localizados, em geral, próximos a nascentes. A relação entre conectividade e riqueza é mostrada na figura 2.

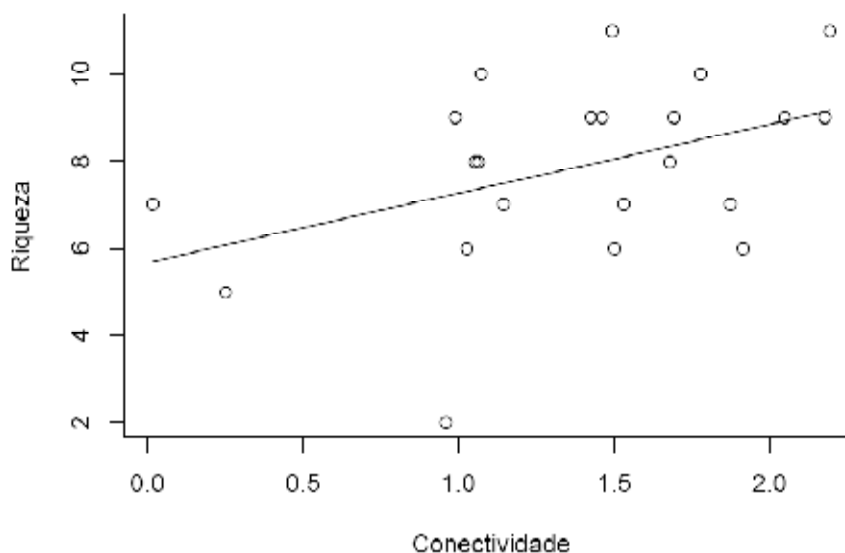


Figura 2. Relação entre conectividade funcional e riqueza de macroinvertebrados aquáticos. $P < 0,05$; Porcentagem de variação explicada = 0,198.

4.6 Discussão

No presente estudo, é apresentada a importância da conectividade funcional para a riqueza local de macroinvertebrados de uma rede hidrográfica. Alguns autores já têm sugerido a relevância da conectividade (Grenouillet et al., 2008) e do efeito de afluentes sobre a distribuição espacial de macroinvertebrados (Lloyd et al., 2006). Como indicado por Poole (2002), os afluentes podem influenciar a disponibilidade de arraste de macroinvertebrados, além de determinar mudanças em fatores físico-químicos e hidráulicos em um canal principal. Porém, estudos que mostram a influência da geometria estrutural de uma rede hidrográfica sobre a biota aquática são escassos na literatura.

Infelizmente, existem poucos estudos publicados que permitem o conhecimento da probabilidade de dispersão de macroinvertebrados aquáticos em função da distância. Estes estudos são fundamentais para um melhor entendimento da conectividade em paisagens ribeirinhas. Sabe-se que a distância atravessada através do arraste pode variar entre tipos de riachos e com condições durante o arraste. Elliot (1971) apresenta uma forma de se calcular a distância média atravessada por invertebrados em função da velocidade da correnteza e de constantes que dependem do *taxon* e de características físicas dos rios. Lutscher et al. (2005) apresentam probabilidades de dispersão de macroinvertebrados aquáticos em função da

distância para larvas e para adultos que também dependem de constantes relacionadas aos *taxa*. Para medições mais precisas de conectividade é necessário o desenvolvimento de mais estudos sobre a capacidade de dispersão de macroinvertebrados adultos e imaturos e de estudos que investigam a influência de variáveis ambientais sobre o arraste.

O modelo desenvolvido no presente trabalho considera a dispersão como fator que influencia a diversidade local. Dentre todos os fatores estruturadores de uma metacomunidade, a dispersão, como sugerido por Loreau & Mouquet (1999), é um processo importante na determinação da diversidade local, sendo que a diversidade local aumenta com o aumento da dispersão Cadotte (2006).

Este trabalho sugere a importância da estrutura da rede hidrográfica do rio Pandeiros para a diversidade de invertebrados aquáticos. Através da medida de conectividade utilizada neste estudo é possível prever locais de uma rede hidrográfica com maior diversidade local de macroinvertebrados aquáticos. A compreensão dos padrões de riqueza taxonômica de macroinvertebrados aquáticos é de grande relevância para a prevenção da redução da biodiversidade aquática (Vinson & Hawkins, 1998). Assim, este estudo é importante para a biologia da conservação por fornecer um modelo que permite prever a diversidade local de macroinvertebrados aquáticos.

4.7 Conclusão

Os resultados obtidos indicam que a geometria estrutural de uma rede hidrográfica influencia na distribuição de macroinvertebrados aquáticos, determinando padrões de riqueza. Pontos de uma rede hidrográfica, com maior conectividade, apresentam maior diversidade de taxa de macroinvertebrados aquáticos comparada com pontos de menor conectividade. Nesse trabalho foi possível explicar o padrão de diversidade de macroinvertebrados aquáticos da APA Pandeiros. A compreensão desse padrão só foi possível considerando a influência da estrutura da rede hidrográfica ao invés de uma perspectiva linear (influenciada pelo conceito do rio contínuo) que é amplamente usada em outros estudos sobre padrões de diversidade de macroinvertebrados aquáticos. Portanto, essa abordagem pode ser mais conveniente para estudos sobre a diversidade de macroinvertebrados aquáticos.

4.8 Referências

- Bilton, D.T., Freeland, J.R. & Okamura, B. (2001) Dispersal in Freshwater Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 159-181.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Callisto, M. & Goulart, M. (2005) Invertebrate Drift along a Longitudinal Gradient in a Neotropical Stream in Serra do Cipó National Park, Brazil. *Hydrobiologia*, **539**, 47-56.
- Cadotte, M.W. (2006) Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *The American Naturalist*, **167**, 913-924.
- Clarke, A., Nally, R.M., Bond, N. & Lake, P.S. (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, **53**, 1707-1721.
- Collier, K.J. & Smith, B.J. (1997) Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests alongside three New Zealand streams. *Hydrobiologia*, **361**, 53-65.
- Elliot, J.M. (1971) The distances travelled by arrasteing invertebrates in a Lake District stream. *Oecologia (Berl.)* **6**, 191-220.
- Eyre M.D., Pilkington J.G., Mcblane R.P. & Ruchton S.P. (2005) Macroinvertebrate species and assemblages in the headwater streams of the River Tyne, northern England in relation to land cover and other environmental variables. *Hydrobiologia*, **544**, 229-240.
- Grant, E.H.C., Lowe, W.H. & Fagan, W.F. (2007) Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, **10**, 165-175.
- Grenouillet, G., Brosse, S., Tudesque, L., Lek, S., Bearaillé, Y. & Loot, G. (2008) Concordance among stream assemblages and spatial autocorrelation along a fragmented gradient. *Diversity and Distributions*, **14**, 592-603.
- Griffith, M.B., Barrows, E.M. & Perry, S.A. (1998) Lateral Dispersal of Adult Aquatic Insects (Plecoptera, Trichoptera) Following Emergence from Headwater Streams in Forested Appalachian Catchments. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**, 195-201.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford UK Print On.
- Hemsworth, R.J. & Brooker, M.P. (1979) The rate of downstream displacement of macroinvertebrates in the upper Wye, Wales. *Ecography*, **2**, 130-136.
- Hershey, A.E., Pastor, J., Peterson, B.B. & Kling, G.W. (1993) Stable isotopes resolve the arraste paradox for *Baetis mayflies* in an Arctic River. *Ecology*, **74**, 2315-2325.

- Humphries, S. & Ruxton, G.D. (2003) Estimation of intergenerational arraste dispersal distances and mortality risk for aquatic macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography*, **48**, 2117–2124.
- Jackson, J.K., Mcelravy, E.P. & Resh, V.H. (1999) Long-term movements of self-marked caddisfly larvae (Trichoptera: Sericostomatidae) in a California coastal mountain stream. *Freshwater Biology*, **42**, 525–536.
- Leigh, C. & Sheldon, F. 2009. Hydrological connectivity drives patterns of macroinvertebrate biodiversity in floodplain rivers of the Australian wet/dry tropics. *Freshwater Biology*, **54**, 549–571.
- Lloyd, N.J., Nally, R.M. & Lake, P.S. (2006) Spatial scale of autocorrelation of assemblages of benthic invertebrates in two upland rivers in south-eastern Australia and its implications for biomonitoring and impact assessment in streams. *Environmental Monitoring and Assessment*.
- Loreau, M. & Mouquet, N. (1999) Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist*, **154**, 427–440.
- Lutscher, F., Pachepsky, E. & Lewis, M.A. (2005) The Effect of Dispersal Patterns on Stream Populations. *Society for Industrial and Applied Mathematics*, **47**, 749–772.
- Megan, M.H., Nash, M.S., Neale, A.C. & Pitchford, A.M. (2007) Biological integrity in Mid-Atlantic Coastal Plains headwater streams. *Environmental Monitoring and Assessment*, **124**, 141–156.
- Merriam, G. (1984) Connectivity: a Fundamental Ecological Characteristic of Landscape Pattern. *Proceedings of the International Association for Landscape Ecology*, **1**, 5–15.
- Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1996) *An Introduction to the aquatic insects of North America*. 3. ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- Moilanen, A. & Hanski, I. (2001) On the Use of Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Oikos*, **95**, 147–151.
- Palmer, M.A., Allan, J.D. & Butman, C.A. (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 322–326.
- Pérez, G.R. (1988) *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. 1. ed. Bogotá: Editorial Presencia Ltda.
- Poole G.C. (2002) Fluvial landscape ecology: Addressing uniqueness within the river discontinuum, *Freshwater Biology*, **47**, 641–660.
- Pringle, C.M. (2003) The Need for a More Predictive Understanding of Hydrologic Connectivity. *Aquatic Conservation*, **13**, 467–471.

Pringle, C.M. & Ramirez, A. (1998) Use of both benthic and arraste sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology* **39**, 359–373.

R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) Species diversity: regional and historical influences. Pp 350-363. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

Söderström, L. & Herben, T. (1997) Dynamics of bryophyte metapopulations. *Advances in Bryology* **6**, 205–240.

Srivastava, D.S. (1999) Using local–regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1–16.

Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 30–137.

Vinson, M.R. & Hawkins C.P. (1998) Biodiveristy of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual Review of Entomology*, **43**, 271–293.

Zhou, S. & Zhang, D. (2008) Neutral theory in community ecology. *Frontiers of Biology in China*, **3**, 1-8.

Ward, J.V. (1997) An Expansive Perspective of Riverine Landscapes: Pattern and Process Across Scales. *River Ecosystems*, **6**, 52-60.

Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.

5 RELAÇÃO ENTRE FATORES AMBIENTAIS, ESPACIAIS E DIVERSIDADE BETA DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS

Durães¹, L. D. S., Santos¹, A. M., Borges¹, M. A. Z., Melo², A.L.

1: Universidade Estadual de Montes Claros, 2: Universidade Federal de Minas Gerais

5.1 Resumo

O principal objetivo desse trabalho foi verificar a importância de fatores ambientais e espaciais sobre a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos. Além disso, a diversidade beta de pares de pontos amostrais foi analisada em relação a distância entre os pontos e em relação à ordem dos trechos dos rios onde os pares eram localizados. Os macroinvertebrados foram coletados em 22 pontos de rios da bacia do rio Pandeiros - Brasil - em 2008. Nesses locais foram medidas algumas variáveis ambientais e as coordenadas geográficas. A diversidade beta foi explicada em função do conjunto de variáveis ambientais e das coordenadas espaciais dos pontos amostrais. Foi realizada uma análise de partição de variância através de uma CCA para estimar o efeito comum e único dos dois conjuntos de variáveis explanatórias. Para verificar o efeito da distância sobre a diversidade beta de pares de pontos amostrais foi construído um modelo linear generalizado, no qual foi incluído também a variação de cada fator ambiental como variáveis explanatórias. Os pares de pontos amostrais foram categorizados em três grupos: P = pares de pontos localizados em trechos de pequeno porte; PM = pares de pontos localizados em trechos de diferentes portes e M = pares de pontos localizados em trechos de ordem média. As médias de diversidade beta dos grupos foram comparadas. Os fatores ambientais e espaciais explicaram respectivamente 9% e 6% da diversidade beta. Foi observada fraca relação positiva entre a diversidade beta de pares de pontos e distância. A média de diversidade beta de pares do grupo P foi igual a média do grupo PM e maior que a do grupo M. Os resultados indicam que as cabeceiras são mais importantes para determinação da diversidade beta. Provavelmente existem outros fatores não avaliados que também explicam a diversidade beta (possivelmente, fatores regionais).

Palavras chave: macroinvertebrados aquáticos, fatores ambientais, fatores espaciais, diversidade beta, teoria do nicho, teoria neutra.

5.2 Abstract

The main objective of this study was to assess the importance of environmental and spatial factors in determining beta diversity of aquatic macroinvertebrates. In addition, the beta diversity of pairwise site-to-site were analyzed in relation to distance between sites and in relation to the order of sections of rivers where the couple were located. The macroinvertebrates were collected at 22 sites in rivers of the Pandeiros' river basin – Brazil, in 2008. These sites were measured some environmental variables and geographical coordinates. The beta diversity were explained in terms of the set of environmental variables and spatial coordinates of sample sites. Was performed an analysis of variation partitioning through a CCA to estimate the effect of both common and unique sets of explanatory variables. To determine the effect of distance on the beta diversity of pairs of sites we have constructed a generalized linear model, which was also included the variation of each environmental factor as explanatory variables. Pairs of sample sites were categorized into three groups: P = pairs of sites located in headwaters; PM = pairs of sites located in stream stretches of different sizes, and M = pairs of sites located in midstream. The average beta diversity of the groups were compared. Environmental factors and spatial explained respectively 9% and 6% of beta diversity. Was observed a weak positive relationship between pairwise beta diversity and distance. The average pairwise beta diversity of group P was equal to group PM and higher than the group M. The results suggest that headwaters are more important for determination of beta diversity. Likely, other factors not assessed in this study would also explain the beta diversity (possibly regional factors).

Keywords: aquatic macroinvertebrates, environmental factors, spatial factors, beta diversity, niche theory, neutral theory.

5.3 Introdução

A compreensão dos padrões e processos relacionados a diversidade representa um dos grandes desafios para a ecologia teórica e aplicada (Harborne et al., 2006; Harrison et al., 1992; Huston, 1994; Thomaz et al., 2003;). A diversidade pode ser dividida em três componentes (Whittaker, 1960, 1972), que são definidos de acordo com a escala em que são medidos: diversidade alfa, beta e gama. A diversidade alfa é a diversidade local, a diversidade

gama é a diversidade total de uma região e a diversidade beta é a variação da composição de espécies entre dois ou mais locais de uma região geográfica.

A compreensão da diversidade beta é essencial para uma avaliação geral de como a diversidade gama é mantida (Whittaker, 1972). Além disso, o entendimento dos fatores que a determinam tem importantes implicações para o planejamento da conservação da biodiversidade (Legendre et al., 2005; Tuomisto et al., 2003).

Whittaker (1960, 1972) mostrou que a diversidade beta pode ser medida através de dados de presença e ausência ou com dados de abundância de espécies. Dados de presença e ausência são, em geral, utilizados em alguns índices para quantificar as alterações na composição das espécies ("*species turnover*") ao longo de gradientes ambientais (Harrison et al., 1992; Wilson & Shimida, 1984).

Estudos sobre diversidade beta, em geral, têm como objetivo explicar sua causa, testando, muitas vezes a influência de fatores ambientais e/ou espaciais sobre a abundância das espécies que compõe as comunidades; ou analisar a variação da diversidade beta, conforme discutido por Tuomisto & Ruokolainen (2006).

A causa da diversidade beta pode ser explicada com base em diferentes teorias, principalmente pela teoria do nicho (Hutchinson, 1978) ou pela teoria neutra de Hubbell (2001). De acordo com a teoria do nicho, a distribuição das espécies é relacionada às condições ambientais, que impõe limites a abundância das espécies (Whittaker, 1972). Por outro lado, a teoria neutra sugere que a composição de espécies varia aleatoriamente, sendo autocorrelacionada espacialmente. Esta teoria enfatiza a limitação espacial na dispersão de espécies e prevê que a similaridade entre comunidades decai com o aumento da distância. A teoria neutra pressupõe que todos os organismos de todas as espécies têm propriedades ecológicas idênticas e que cada comunidade local em uma paisagem está saturada.

A diversidade beta tem sido muito estudada em sistemas terrestres, principalmente a diversidade beta de plantas (Condit et al., 2002; Legendre et al., 2009; Paoli et al., 2006; Tuomisto et al., 2003). Comparativamente, a diversidade beta de organismos de sistemas aquáticos lóticos tem sido menos estudada (Costa & Melo, 2008; Ligeiro et al., 2009, por exemplo).

A localização das comunidades de macroinvertebrados em uma rede hidrográfica pode ser de grande importância para suas composições. Segundo Clarke et al. (2008), diferentes oportunidades de dispersão e diferenças ambientais em regiões de pequeno porte podem contribuir para aumentar a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos. Assim Clarke et al. (2008) esperam observar maior diversidade beta entre pontos localizados em regiões de cabeceira devido ao isolamento desses pontos.

Macroinvertebrados aquáticos constituem um grupo de organismos bastante representativo da diversidade de ecossistemas aquáticos. Além disso, eles são sensíveis às variações ambientais (Lévêque et al., 2005; Yoshimura, 2006) sendo usados como bioindicadores de qualidade de água em programas de monitoramento ambiental (Kerans, 1994; Pérez, 1988).

Esta pesquisa tem como objetivo principal, verificar se a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos pode ser explicada com base na teoria do nicho e/ou com base na teoria neutra. Assim, mais precisamente, foi investigado se um conjunto de fatores ambientais (pH, temperatura da água, concentração de O₂ dissolvido, condutividade elétrica e alcalinidade, altitude e sedimento) e espaciais (localização geográfica) explicam a diversidade beta.

Além disso, foram realizadas análises da variação da diversidade beta medida para pares de pontos amostrais. A finalidade destas análises foi o teste das seguintes hipóteses:

- Existe relação entre diversidade beta de pares de pontos amostrais e a distancia. Conforme a previsão da teoria neutra é esperada uma relação positiva entre a diversidade beta de pares de pontos amostrais e a distancia.
- A diversidade beta dos pares de pontos é relacionada às diferenças ambientais entre os pontos.
- A diversidade beta dos pares de pontos depende da ordem dos rios onde eram localizados os pontos amostrais.

5.4 Materiais e Métodos

5.4.1 Coleta de macroinvertebrados aquáticos

As coletas de macroinvertebrados aquáticos em cada ponto amostral foram realizadas utilizando-se uma rede em formato de “D” com malha de 500 μm , com esforço amostral delimitado por tempo (10 minutos por ponto amostral). Esse tempo permitiu amostrar cerca de 20 metros ao longo das margens. As capturas foram realizadas próximas à vegetação marginal e junto aos substratos de fundo. Os indivíduos coletados foram acondicionados em recipientes plásticos, fixados com solução de etanol 70% e levados para o laboratório de Limnologia e Macrófitas Aquáticas da Universidade Estadual de Montes Claros para posterior triagem e identificação até o menor nível taxonômico possível segundo Pérez (1988), Merritt & Cummins (1996), Nieser & Melo (1997). Foram realizadas 4 coletas, em cada ponto, no ano de 2008, nos meses: fevereiro, maio, setembro e novembro.

5.4.2 Variáveis ambientais e espaciais

Para caracterizar o habitat aquático de cada ponto amostral, foram medidos os seguintes parâmetros físico-químicos: pH, temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), concentração de O_2 dissolvido (mg/L) e condutividade elétrica ($\mu\text{S/cm}$). Estes parâmetros foram medidos com um multianalisador (YSI Incorporated, modelo 85-60FT). Foi medida também a alcalinidade total (MicroEq/L) de cada ponto, através do método de Gram, de acordo com Carmouze (1994), com ácido sulfúrico (0,01 N).

Além disso, foram consideradas as seguintes variáveis obtidas de Rezende (2009): composição granulométrica do sedimento dos pontos amostrais (porcentagem de silte + argila, areia muito fina, areia fina, areia média, areia grossa, areia muito grossa, cascalho e seixos) e porcentagem de matéria orgânica contida no sedimento. Estas variáveis caracterizam o sedimento de cada ponto amostral.

Foram medidas as distâncias (em km) entre todos os pares de pontos ao longo da rede hidrográfica. Segundo Murphy & Davy-Bowker (2005) esta medida é mais interessante, considerando que a dispersão de muitos macroinvertebrados ocorre ao longo dos rios. Com o auxílio de um mapa hidrográfico da APA Pandeiros foi obtida a ordem dos trechos dos rios

onde os pontos amostrais eram localizados. Os pontos foram agrupados em trechos de ordens pequenas (ordem 1 a 3) e médio porte (no caso desse estudo, ordem 4 e 5).

5.4.3 Explicando a diversidade beta

O método proposto por Legendre et al. (2005) para explicar a diversidade beta consiste em verificar a influência de variáveis ambientais e/ou coordenadas espaciais sobre a abundância das espécies que compõem as comunidades. Se a abundância das espécies é influenciada por estas variáveis, a composição local de espécies em uma região deve variar devido às diferenças ambientais entre os locais e/ou simplesmente devido às diferentes localizações.

Para verificar a importância dos fatores ambientais e espaciais sobre a diversidade beta foi realizada uma análise de correspondência canônica – CCA (Ter Braak, 1986) seguida de uma análise partição da variância. Esta última análise, desenvolvida por Borcard et al. (1992) é indicada para investigar a causa da diversidade beta com base em fatores ambientais e espaciais (Legendre et al., 2005; Legendre, 2008).

A análise da partição da variância indica a porcentagem da variação total na composição de macroinvertebrados aquáticos que é explicada somente pelos fatores ambientais (componente [a]); somente pelos fatores espaciais (componente [c]); a porcentagem que é explicada juntamente por fatores ambientais e espaciais (componente [b]), e a variação não explicada (componente [d] ou resíduo). Somente a significância dos componentes [a] e [c] pode ser testada (Borcard et al., 1992). A análise de partição da variância foi realizada no software VarCan v.1 (Peres-Neto et al., 2006).

Foi construída uma matriz com dados biológicos (contendo a abundância dos *taxa* como variáveis respostas), e duas matrizes, uma com dados ambientais avaliados (matriz ambiental) e outra com dados espaciais. A matriz biológica foi obtida com o somatório da abundância dos *taxa* entre os meses de coleta, com uma posterior transformação dos valores por meio da função $\log_{10}(x + 1)$.

A matriz ambiental foi obtida com o cálculo da média dos valores de cada variável entre os meses de coleta. Com os valores médios das variáveis ambientais de cada ponto foi realizada uma análise de componentes principais (PCA), com a finalidade de obter

os escores dos eixos principais. Foram utilizados somente os escores dos cinco primeiros eixos. Com mais de cinco escores eram obtidos valores negativos referentes à porcentagem da variação na composição de macroinvertebrados aquáticos explicada juntamente por fatores ambientais e espaciais (componente [b]).

A estrutura espacial foi modelada através da análise PCNM (*Principal Coordinate Analysis of Neighbor Matrices*), descrita por Borcard & Legendre (2002) e Borcard et al. (2004). Assim foram obtidos preditores espaciais (autovetores), que descrevem a estrutura espacial da região de estudo, os quais foram utilizados como variáveis espaciais. Os autovetores foram extraídos da matriz de distância hidrológica entre os pontos amostrais utilizando o software Spatial Analysis in Macroecology v. 4.0, SAM (Rangel et al., 2010). A distância de truncamento utilizada foi igual a 23,74 Km (distância entre o ponto Catolé e Ponte do Padre). Essa distância foi obtida através de uma análise de agrupamento dos pontos amostrais por meio de uma ligação simples, utilizando a matriz de distâncias (Borcard et al., 2004). Assim. É escolhida a maior distância encontrada na cadeia de conexões primárias. Foi construída então uma matriz (matriz espacial) contendo esses autovetores referentes a cada ponto amostral.

5.4.4 Análise da diversidade beta dos pares de pontos amostrais

A diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos de cada par de pontos amostrais foi medida através do índice de dissimilaridade quantitativo de Sorensen modificado por Chao et al. (2005). Tal índice mede o grau das diferenças na composição de espécie, sendo calculado com a abundância relativa total das espécies em cada área amostrada. O índice é calculado da forma abaixo:

$$L_{abd} = 2UV / (U + V)$$

onde L_{abd} é a medida de dissimilaridade entre os locais U e V. U é o vetor com a abundância relativa total do local U e V é o vetor com a abundância relativa total do local V. Esses cálculos foram executados no software EstimateS 8.2.

Para verificar se a diversidade beta de pares de pontos amostrais está relacionada com o porte dos trechos dos rios foi realizada a análise descrita a seguir. Primeiramente, os

pares de pontos amostrais foram categorizados em três grupos: P = pares de pontos localizados em trechos de pequeno porte (1 a 3); PM = pares de pontos localizados em trechos de diferentes portes (pequeno e médio) e M = pares de pontos localizados em trechos de médio porte (4 e 5). Assim, a diversidade beta dos pares de pontos amostrais foi comparada entre esses grupos. Como houve falta de homocedasticidade de variâncias, foi realizado um modelo nulo a fim de verificar se existe diferença significativa entre os grupos. As médias dos grupos foram comparadas por ANOVA utilizando a rotina *Standard test* do EcoSim 7.0. O valor de p foi estimado através da distribuição de probabilidades gerada com o modelo nulo.

Para verificar se existe uma correlação positiva entre a distância entre os pontos amostrais e a diversidade beta dos pares de pontos foi realizada uma regressão múltipla, na qual foram incluídos os dados de todos os pares de pontos. Também foram regressões múltiplas semelhantes para cada grupo de pares citados no parágrafo anterior. Além da distância entre os pares, foram incluídas nos modelos as médias das variações de cada fator ambiental (designadas como Δx) entre os pares, como variáveis explanatórias. Em relação à variação na composição do sedimento entre os pares foram calculadas as médias das distâncias euclidianas entre os conjuntos de fatores que caracterizam o sedimento de cada ponto. O motivo da inclusão da variação dos fatores ambientais se deve ao fato de que eles também podem explicar a variação na diversidade beta de pares de pontos. Para evitar pseudorrepetição temporal, foram calculadas as médias da diversidade beta dos pares de pontos e a média das variações de cada fator ambiental. A significância de cada variável explanatória foi testada através de uma análise de variância (ANOVA), utilizando o teste F. Estas análises foram realizadas no software R 2. 11. 1.

5.5 Resultados

Durante todo o período amostral foram coletados 32.839 indivíduos distribuídos em 89 *taxa*. A maioria dos indivíduos foram identificados em nível de família, alguns dos heterópteros foram identificados até gênero e outros até espécies. Os *taxa* mais abundantes foram Chironomidae (Diptera) e Baetidae (Ephemeroptera).

Os pontos Caraíba e Barra São Domingos apresentaram maiores valores de riqueza, com respectivamente 55 e 50 *taxa*. Já nos pontos Raposa e Balneário, ambos com

fortes influências antrópicas, foram encontrados um pequeno número de taxas (21 e 27, respectivamente).

A média de diversidade beta dos pares de pontos foi igual a 0,467. Esse resultado indica que a composição de *taxa* não varia muito entre os pontos amostrais.

A proporção relativa da variação na composição de macroinvertebrados aquáticos (diversidade beta) é indicada na tabela 2. Apesar da matriz ambiental e espacial explicarem menos de 10% da diversidade beta, muito da variação na composição que é explicado por fatores ambientais também é explicado por fatores espaciais. A diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos não foi explicada unicamente por fatores ambientais (componente [a]) e nem por fatores espaciais (componente [c]).

Não foi observado aumento da diversidade beta dos pares de pontos amostrais em função da distância entre os pares de pontos (figura 2). Por outro lado, foi verificada relação positiva entre a variação de alguns fatores ambientais (temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade) e a diversidade beta (tabela 3).

Tabela 2. Proporção relativa da variação na composição de macroinvertebrados aquáticos explicada por fatores ambientais e espaciais. O componente [a] representa o efeito somente do ambiente, [c] representa o efeito somente do espaço, [b] é o efeito simultâneo de fatores ambientais e espaciais.

Contribuição Total	Porcentagem de Explicação	Porcentagem de Exp. Ajustada	p
Matrizes Ambiental e Espacial	0.52	0.075	< 0.001
Matriz Ambiental	0.244	0.005	1
Matriz Espacial	0.297	0.073	< 0.05
Particionamento:			
[a]	0.223	0.002	0.44
[b]	0.021	0.003	
[c]	0.276	0.07	0.052
Resíduo	0.481	0.925	

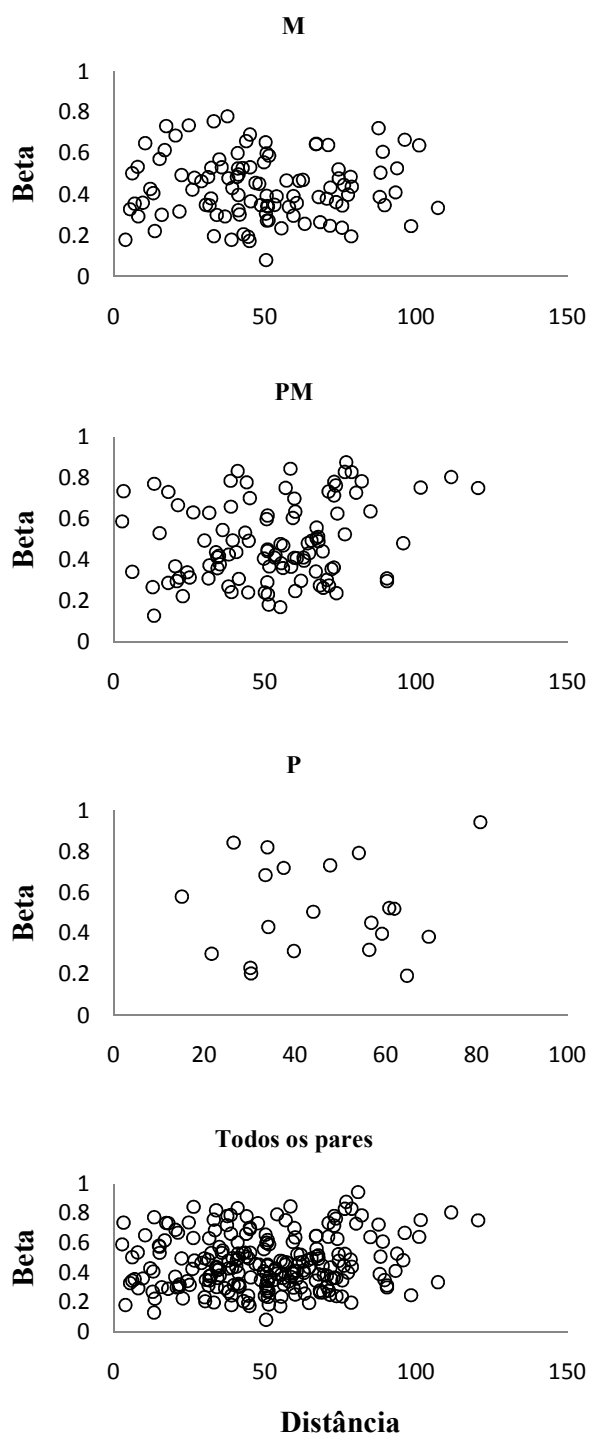


Figura 2. Relação entre distância e diversidade beta dos pares de pontos amostrais. M = pares de pontos localizados em médio curso. P = pares de pontos localizados em cabeceiras. PM = pares com um ponto localizado em cabeceira e outro ponto localizado em médio curso.

A média de diversidade beta de pares de pontos do grupo P foi igual à média do grupo PM ($p > 0,05$), enquanto que a média do grupo M foi menor do que a média dos outros dois grupos ($p < 0,05$) (figura 3).

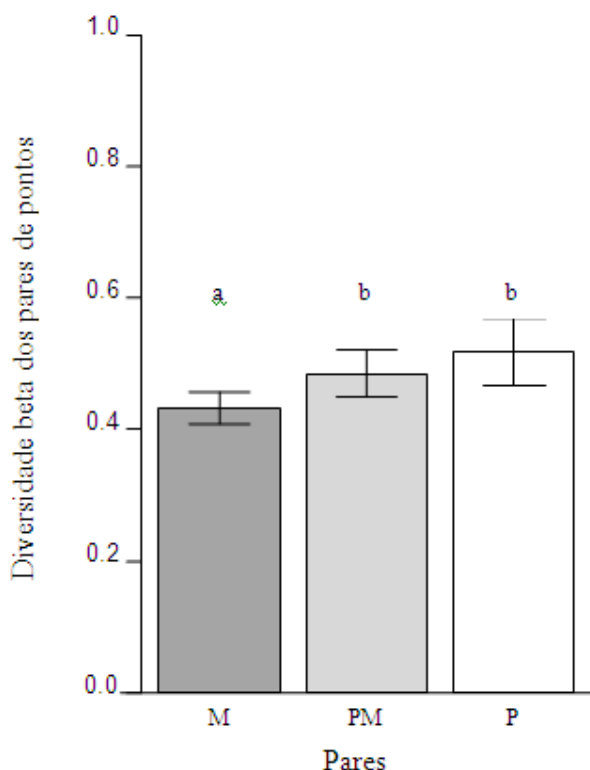


Figura 3. Relação entre diversidade beta dos pares de pontos amostrais e ordens dos rios. M = pares de pontos localizados em trechos de médio porte; P = pares de pontos localizados em trechos de pequeno porte; PM = pares de pontos localizados em trechos de diferentes portes (pequeno e médio). As médias de M, PM e P são respectivamente: 0,43; 0,48 e 0,52; as variâncias são respectivamente: 0,023; 0,036 e 0,051. Médias representadas com a mesma letra indicam diferença não significativa ($p > 0,05$).

5.6 Discussão

Rios são ambientes com fortes gradientes ambientais, portanto, é esperado que a composição de comunidades de macroinvertebrados varie ao longo de todos os rios devido à variação nas condições ambientais. Apesar disso, não foi observado uma influência puramente ambiental sobre a diversidade beta dos macroinvertebrados. Também não foi verificado um efeito unicamente espacial sobre a diversidade beta dos macroinvertebrados, embora a escala espacial fosse grande, em relação às distâncias de dispersão de macroinvertebrados aquáticos, que em geral é menor que 10 Km (Hemsworth & Brooker, 1979). A média das distâncias entre os pontos amostrais foi igual a 47,75km. Os resultados sugerem que pouco da

diversidade beta é explicada simultaneamente por fatores ambientais e espaciais, apesar de não ser possível testar a significância do componente [b].

Diggins & Newman (2009) também investigaram a influência de fatores ambientais e espaciais sobre a comunidade bentônica. Seus resultados indicam que a teoria do nicho é mais importante para explicar a variação na composição de macroinvertebrados bentônicos, embora também tenham encontrado uma relação fraca entre fatores ambientais e composição das comunidades biológicas. Diggins & Newman (2009) sugeriram que outras variáveis não medidas (a velocidade da correnteza, por exemplo), podem ser importantes na estruturação de comunidades bentônicas e obscurecer a relação entre fatores ambientais e composição de comunidades.

Embora não foi possível descobrir qual dos fatores (ambientais ou espaciais) explica melhor a variação na composição de macroinvertebrados, ambos podem ser importantes para a diversidade beta. Muitas vezes a teoria do nicho e a teoria neutra foram tratadas como sendo opostas. Para alguns autores a teoria neutra é um modelo nulo alternativo da teoria do nicho (Gaston & Chown, 2005; Harte, 2004). Porém, recentemente, alguns ecólogos propuseram que os mecanismos considerados em ambas as teorias podem operar simultaneamente nas comunidades (Holt et al., 2006; Palma, 2010; Volkov et al., 2005). Gravel et al. (2006) testaram a importância relativa do nicho e de processos neutros na estruturação de comunidades. Segundo esses autores, a dinâmica de comunidades varia dependendo da riqueza de espécies da comunidade, da sobreposição de nichos e da capacidade de dispersão das espécies. Gravel et al. (2006) demonstram que o nicho e a neutralidade são extremos de um continuum de exclusão competitiva para exclusão estocástica.

A teoria neutra prevê um decaimento da similaridade de comunidades biológicas com o aumento da distância geográfica, devido à limitação na dispersão das espécies. Porém, este padrão também pode ser devido à autocorrelação ambiental (correlação entre variáveis ambientais e abundância de espécies). Vários trabalhos têm sido publicados relatando um decaimento da similaridade de comunidades biológicas com o aumento da distância geográfica, como Nekola & White (1999) e Soininen et al. (2007), que trabalharam com vários grupos taxonômicos.

Em geral, a diversidade beta não esteve correlacionada com a distância, com exceção dos pares do grupo PM, que apresentou uma relação positiva fraca com a distância. Segundo Nekola e White (1999), uma relação fraca entre similaridade biótica e distância geográfica pode ser devida ao tamanho das unidades amostrais. Com unidades amostrais maiores, pode ser observado um maior decaimento da similaridade com o aumento da distância. Unidades amostrais grandes contêm maior variação de espécies do que unidades pequenas. Em um trecho de rio, por exemplo, pode haver uma grande variação na composição de espécies, cada uma associada a diferentes microhabitats (Costa & Melo, 2008). O tamanho das unidades amostrais do presente estudo foi grande o suficiente para abranger vários tipos de microhabitats, sendo assim, a falta de relação entre a diversidade beta de pares de pontos amostrais e a distância pode ser devido a outros fatores não contemplados neste estudo.

Outros autores (Ciesielka & Bailey, 2007; Diggins & Newman, 2009; Grenouillet et al., 2008; Lloyd et al., 2006; Parsons et al., 2003) observaram relação fraca (Ciesielka & Bailey, 2007; Diggins & Newman, 2009; Grenouillet et al., 2008; Lloyd et al., 2006; Parsons et al., 2003) e até mesmo negativa (Lloyd et al., 2006) entre similaridade de comunidades de macroinvertebrados aquáticos e distância. Segundo Ligeiro et al. (2009) relação fraca, somente em pequenas escalas espaciais, pode ser devido ao arraste de organismos, que pode resultar na homogeneização na composição de comunidades (Callisto & Goulart, 2005; Ramírez & Pringle, 2001).

Todavia o arraste pode ser importante mesmo em escalas espaciais maiores, devido aos efeitos dos tributários sobre um canal principal. De acordo com Lloyd et al. (2006) a autocorrelação espacial de assembléias de macroinvertebrados bentônicos pode ser complexa por causa da influência de tributários em redes hidrográficas. Tributários podem influenciar a disponibilidade de arraste de invertebrados no canal principal, além de determinar mudanças físicas, químicas e hidráulicas em trechos a jusante do local de confluência (Poole, 2002). Dessa forma os tributários podem determinar descontinuidades em um rio principal e, portanto, a possibilidade de autocorrelação pode ser reduzida (Lloyd et al., 2006).

No presente estudo, a diversidade beta de pares de pontos foi mais relacionada à variação ambiental (variação de temperatura, oxigênio dissolvido e condutividade) entre os pontos do que à distância em si. Isso está de acordo com a idéia de Downes et al. (2000) de

que diferenças ambientais podem ter fortes efeitos sobre a estrutura de comunidades de invertebrados.

A maior diversidade beta de pares de pontos amostrais localizados em trechos de rios de pequeno porte em relação aos pares localizados em trechos de médio porte ser explicada, em parte, de acordo com Clarke et al. (2008). Esses autores sugerem que as cabeceiras de rios possuem diferentes composições de macroinvertebrados devido o isolamento desses locais. Entretanto, a diversidade beta dos pares de qualquer grupo não esteve relacionada com a distância.

Em geral, não foi observada elevada diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos (média igual a 0,467), o que sugere que outros fatores que reduzem a diversidade beta na região são importantes para a estruturação das comunidades. Alta taxa de dispersão de organismos pode determinar uma composição de espécies mais homogênea entre comunidades locais (Cadotte, 2006), podendo reduzir a diversidade beta. De acordo com Shmida & Wilson (1985), a dispersão também pode favorecer a coexistência de espécies competidoras.

5.7 Conclusão

Não foi possível verificar se a diversidade beta de macroinvertebrados é explicada mais com base na teoria do nicho ou teoria neutra. Considerando os resultados obtidos, é possível sugerir a hipótese de que outro fator possa exercer uma influência mais importante sobre a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos na região de estudo, provocando uma homogeneização das comunidades. Um fator conhecido que pode diminuir a diversidade beta é a dispersão.

5.8 Referências

Borcard, D. & Legendre, P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, **153**, 51–68.

Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**, 1826–1832.

- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045–1055.
- Cadotte, M.W. (2006) Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *The American Naturalist*, **167**, 913–924.
- Callisto M. & Goulart M. (2005) Invertebrate assemblage along a longitudinal gradient in a Neotropical stream in Serra do Cipó National Park, Brazil. *Hydrobiologia*, **539**, 47–56.
- Carmouze, J.P. 1994. *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos. Fundamentos teóricos, métodos de estudo e análise químicas*. São Paulo: Edgard Blücher/FAPESP.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K. & Shen, T.J. (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**, 148–159.
- Ciesielka I.K. & Bailey R.C. (2007) Hierarchical structure of stream ecosystems: consequences for bioassessment. *Hydrobiologia*, **586**, 57–67.
- Clarke, A., Nally, R.M., Bond, N. & Lake, P.S. (2008) Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, **53**, 1707–1721.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Nuñez, V., P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H., Losos, E., & Hubbell, S.P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.
- Costa, S.S., Melo A.S. (2008) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, **598**, 131–138.
- Diggins, P.T. & Newman, A.M. (2009) Environmental and spatial influences on benthic community composition in wooded headwater streams in Zoar Valley, New York, USA. *Hydrobiologia*, **630**, 313–326.
- Downes B.J., Hindell J.S. & Bond N.R. (2000) What's in a site? Variation in lotic macroinvertebrate density and diversity in a spatially replicated experiment. *Austral Ecology*, **25**, 128–139.
- Gaston, K.J. & Chown, S.T. (2005) Neutrality and the niche. *Functional Ecology*, **19**, 1–6.
- Goulart, M.D. & Callisto, M. (2003) Bioindicadores de qualidade de água como ferramenta em estudos de impacto ambiental. *Revista FAPAM*, **2**, 153–164.
- Gravel, D., Canham C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399–409.

- Grenouillet, G., Brosse, S., Tudesque, L., Lek, S., Bearaillé, Y. & Loot, G. (2008) Concordance among stream assemblages and spatial autocorrelation along a fragmented gradient. *Diversity and Distributions*, **14**, 592-603.
- Harborne, A.R., Mumby, P.J., Żychaluk, K., Hedley, J.D. & Blackwell, P.G. (2006) Modeling the Beta Diversity of Coral Reefs. *Ecology*, **87**, 2871-2881.
- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton J.H. (1992) Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain. *The Journal of Animal Ecology*, **61**, 151-158.
- Harte, J. (2004) The value of null theories in ecology. *Ecology*, **85**, 1792-1794.
- Hemsworth, R.J. & Brooker, M.P. (1979) The rate of downstream displacement of macroinvertebrates in the upper Wye, Wales. *Ecography*, **2**, 130-136.
- Holt, R.D. (2006) Emergent neutrality. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 531-533.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Huston, M.A. (1994) *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hutchinson, G.E. (1978). An introduction to population ecology. Yale Univ. Press, New Haven, London.
- Kerans, B.L. (1994) Macroinvertebrates and the environment. *Ecology*, **71**, 267-268.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**, 435-450.
- Legendre, P., Mi, X., Ren, H., Ma, K., Yu, M., Sun, I.F. & He, F. (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, **90**, 663-674.
- Legendre, P. (2008) Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, **1**, 3-8.
- Lévêque, C., Balian, E.V. & Martens, K. (2005) An assessment of animal species diversity in continental waters. *Hydrobiologia*, **542**, 39-67.
- Ligeiro, R., Melo, A.S., Callisto, M. (2009) Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology*. **55**, 424-435.
- Lloyd, N.J., Nally, R.M. & Lake, P.S. (2006) Spatial scale of autocorrelation of assemblages of benthic invertebrates in two upland rivers in south-eastern Australia and its implications for biomonitoring and impact assessment in streams. *Environmental Monitoring and Assessment*.

Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1996) An Introduction to the aquatic insects of North America. 3rd edition. Kendall/ Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.

Murphy, J.F. & Davy-Bowker, J. (2005) Spatial structure in lotic macroinvertebrate communities in England and Wales: relationship with physical, chemical and anthropogenic stress variables. *Hydrobiologia*, **534**, 151-164.

Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) Special paper: the distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867-878.

Nieser, N. & Melo, A.L. (1997). *Os Heterópteros aquáticos de Minas Gerais: guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha*. UFMG.

Palma, A. (2010) ¿Nicho, teoría neutral, o una alternativa emergente? *Ecología Austral*, **20**, 63-69.

Paoli, G.D., Curran, L.M. & Zak, D.R. (2006) Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology*, **94**, 157–170.

Parsons M., Thoms M.C. & Norris R.H. (2003) Scales of macroinvertebrate distribution in relation to the hierarchical organization of river systems. *Journal of the North American Benthological Society*, **22**, 105–122.

Pérez, G.R. (1988) *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. 1.ed. Bogotá: editorial Presencia Ltda.

Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Bocard, D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**, 2614-2625.

Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R. & Nunez V., P. (1999) Tree species distributions in an upper Amazonian Forest. *Ecology*, **80**, 2651–2661.

Poole, G.C. (2002) Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, **47**, 641–660.

Ramírez A. & Pringle C.M. (2001) Spatial and temporal patterns of invertebrate assemblage in streams draining a Neotropical landscape. *Freshwater Biology*, **46**, 47–62.

Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50.

R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rezende, R.S. (2009) Efeito da qualidade ambiental e da heterogeneidade especial sobre a comunidade de macroinvertebrados bentônicos na bacia do rio Pandeiros – MG. Dissertação de Mestrado (Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, MG.

Shmida, A., Wilson, M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1-20.

Soininen, J., McDonald, R., Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3-12.

Ter Braak, Cajo J. F. (1986) Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology*, **67**, 1167-1179.

Thomaz, S.M., Souza, D.C. & Bini, L.M. (2003) Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia*, **505**, 119–128.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Vli-Halla, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.

Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2006) Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, **87**, 2697–2708.

Volkov, I., Banavar, J.R., He, F., Hubbell, S.P. & Maritan, A. (2005) Density dependence explain tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, **438**, 658-661.

Yoshimura, C., Tockner, K., Omura, T. & Moog, O. (2006) Species diversity and functional assessment of macroinvertebrate communities in Austrian rivers. *Limnology*, **7**, 63–74.

Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279– 338.

Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.

Wilson, M. V., Shmida, A. (1984) Measuring beta diversity with presence-absence data. *The Journal of Animal Ecology*, **72**, 367-382.

6 CONCLUSÕES GERAIS

Através do modelo de simulação de metacomunidades, descrito no item 3, ficou evidente como que a riqueza local de espécies em uma rede hidrográfica pode, potencialmente, ser influenciada pela geometria da rede. Mais especificamente, neste capítulo foi demonstrada a importância da conectividade para a manutenção de populações de espécies aquáticas e por consequência, o efeito da conectividade sobre a riqueza local.

O modelo de simulação pode ser aperfeiçoado para se tornar mais realista, ou ser adaptado para um grupo particular de espécies aquáticas, considerando outros aspectos ecológicos. É importante o teste dos pressupostos do modelo com experimentos em campo, a fim de validá-lo ou invalidá-lo.

De fato, a conectividade pode ser importante para a riqueza local de macroinvertebrados aquáticos em uma rede hidrográfica, como indicado no item 4. A geometria dendrítica de uma rede hidrográfica é importante para a diversidade beta, como mostrado no item 5. Nesse item, foi revelado também que os fatores ambientais e especiais analisados têm pouca importância para explicação da diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos.

Este trabalho tem relevância por contribuir para o aumento da compreensão de padrões de diversidade. Além disso, contribuiu com o aumento do conhecimento sobre a biodiversidade de macroinvertebrados aquáticos da bacia do rio Pandeiros.

APÊNDICE A - MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS

COLETADOS NA BACIA HIDROGRÁFICA DO RIO

PANDEIROS - MINAS GERAIS – 2008

<i>Taxa</i>	Pontos de ocorrência
Annelida	
Hirudinea	3, 5, 8, 11, 14, 15, 16, 18, 20
Oligochaeta	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22
Insecta	
Collembola	2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21
Ephemeroptera	
Baetidae	1 a 22
Caenidae	2, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 20, 22
Leptohyphidae	2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22
Leptophlebiidae	2, 3, 4, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 18, 22
Oligoneuriidae	1, 12
Odonata	
Aeshnidae	5, 7, 11, 14, 20, 21, 22
Calopterygidae	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 18, 19, 21
Coenagrionidae	1, 2, 4 a 22
Gomphidae	2, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 19, 21, 22
Libellulidae	1 a 22
Plecoptera	
Perlidae	4, 5, 11, 12, 16
Heteroptera	
Hidrometridae	7, 16
Mesovelidae	
<i>Mesoveloidea williamsi</i>	11, 12
<i>Mesovelina mulsanti</i>	5, 11, 12, 14, 17, 22
<i>Mesovelina amoena</i>	6, 8, 11
Veliidae	
<i>Paravelia spp.</i>	10, 18
<i>Stridulivelia spp.</i>	13
<i>Platyvelia spp.</i>	4, 7, 8, 13, 16
<i>Microvelia spp.</i>	7, 11, 12, 14, 17, 18, 21, 22
<i>Rhagovelina pachymeri</i>	13
<i>Rhagovelina tenuipes</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 21, 22
<i>Rhagovelina sp.1</i>	10
Pleidae	
<i>Neoplea spp.</i>	3, 7, 11, 14, 16, 17, 19, 20, 22
Corixidae	
<i>Tenagobia chabei</i>	17
<i>Tenagobia incerta</i>	20, 22

Gerridae	
<i>Cilindrostethus spp.</i>	3, 4, 5, 6, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 19
<i>Brachymetra spp.</i>	2, 3, 4, 5, 6, 7, 13, 15, 16, 17, 18, 19
<i>Neogerris spp.</i>	1, 3, 5, 11, 13, 14, 15, 17, 20, 21, 22
<i>Limnogonus spp.</i>	3, 6, 7, 8, 11, 13, 15, 18
<i>Metrobates spp.</i>	10, 11, 12, 15
<i>Halobatopsi spp.</i>	1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 19
<hr/>	
Notonectidae	
<i>Notonecta spp.</i>	14
<i>Martarega membranacea</i>	15, 19
<i>Martarega uruguayensis</i>	4, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 15, 18, 19
<i>Martarega chinai</i>	4, 5, 6, 7, 10, 11, 13, 18, 19
<i>Martarega sp.1</i>	19
<i>Martarega sp.2</i>	19
<i>Buenoa spp.</i>	19, 21
<hr/>	
Naucoridae	
<i>Ctenicoporis spp.</i>	5, 14
<i>Limnocoris illiesi</i>	5, 17
<i>Limnocoris maculiceps</i>	3, 4, 5, 11, 12, 13, 14, 15, 20, 22
<i>Limnocoris sp.1</i>	2, 21
<i>Ambrysus spp.</i>	5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 18, 21, 22
<hr/>	
Helotrephyidae	
<i>Neotrephes spp.</i>	3, 4, 11, 16, 21, 22
<hr/>	
Belostomatidae	
<i>Belostoma spp.</i>	7, 8, 11, 14, 15, 17, 18, 20, 21, 22
<hr/>	
Nepidae	
<i>Ranatra spp.</i>	7, 13
<i>Curicta spp.</i>	7, 16, 19
<hr/>	
Gelastocoridae	
	14, 16, 22
<hr/>	
Hebridae	
	8, 17
<hr/>	
Coleoptera	
Curculionidae	2, 4, 5, 6, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 20, 21, 22
Dryopidae	12
Dytiscidae	1, 2, 4 a 22
Elmidae	1 a 22
Gyrinidae	7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18
Halyplidae	1, 10, 14, 15
Hydrophilidae	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22
Psephenidae	2, 17
Scirtidae	1, 2, 4, 7, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 20, 22
Staphylinidae	1, 2, 7, 8, 10, 14, 15, 16, 17, 19
<hr/>	
Trichoptera	
Heliopschydae	4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 19, 21
Hydrobiosidae	14
Hydropschydae	2, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 21

Hydroptilidae	2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17
Leptoceridae	2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 22
Polycentropodidae	4, 11, 13, 14, 21
<hr/>	
Lepdoptera	
Pyralidae	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22
<hr/>	
Megaloptera	
Corydalidae	2, 6
<hr/>	
Diptera	
Ceratopogonidae	1 a 22
Chaoboridae	1, 7, 8, 10, 14, 16, 17, 19, 20, 21
Chironomidae	1 a 22
Culicidae	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 13 a 22
Dixidae	4, 6, 7, 16
Empididae	3, 7, 12, 15, 16, 21
Psychodidae	1, 7, 13, 14, 15, 16, 21, 22
Simuliidae	2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 21
Stratiomyidae	1, 6, 7, 8, 9, 14, 15, 16, 17, 20, 21, 22
Tabanidae	2, 6, 8, 14, 15, 18, 19, 21, 22
Tipulidae	8, 9, 11, 17
<hr/>	
Arachnida	
Hydracarina	3, 5, 10, 11, 15, 17
<hr/>	
Crustacea	
Hyalellidae	4, 7, 8, 11, 16, 20, 21
<i>Macrobrachium potiuna</i>	2, 4, 5, 7, 17, 18, 19
<hr/>	
Mollusca	
Bivalvia	
	2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19
<hr/>	
Gastropoda	
Physidae	1, 7, 8, 10, 11, 14, 16, 20, 21, 22
Planorbidae	4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22
Pomacea	7, 14, 22
Tiaridae	4, 6, 7, 10, 16, 17, 18, 21, 22
<hr/>	

APÊNDICE B – VALORES DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM CADA PONTO AMOSTRAL (MÉDIA ± DESVIO PADRÃO)

Pontos	Oxigênio diss. (mg/L)	Condutiv. elétrica (μS/cm)	Temp. da água (°C)	Alcalinidade (MicroEq/L)	pH	Altitude (m)
Raposa	4.99 ± 2.26	100.53 ± 77.29	25.9 ± 3.76	1243.3 ± 904.67	7.69 ± 0.79	629.3
Cabeceirinha	6.17 ± 2.1	65.28 ± 4.31	24.13 ± 1.34	526.53 ± 306.71	7.72 ± 0.47	617.29
São Domingos	6.08 ± 1.5	29.68 ± 1.53	21.5 ± 2.02	220.7 ± 67.7	7.61 ± 0.43	590.13
Panelas	6.67 ± 0.72	119.3 ± 5.89	21.63 ± 1.96	908.3 ± 960.81	7.58 ± 0.57	605.03
Catolé	6.03 ± 2.43	11.7 ± 7.31	21.63 ± 1.99	342.98 ± 460.19	7.6 ± 0.33	604.31
Borrachudo	5.85 ± 2.79	77.27 ± 17.82	19.8 ± 2.21	526.2 ± 361.75	7.72 ± 0.68	548.26
Macaúbas	4.91 ± 1.95	277.43 ± 5.55	21.8 ± 1.51	2590.33 ± 1340.11	7.94 ± 0.22	506.72
Nascente	4.39 ± 1.59	220.18 ± 12.45	27.15 ± 0.13	2263.25 ± 1628.92	6.94 ± 0.25	473.55
Balneário	6.24 ± 2.02	70.13 ± 5.44	25.53 ± 1.11	1044.15 ± 525.11	7.94 ± 0.23	472.61
Vau	6.26 ± 2.04	60.13 ± 2.63	23.25 ± 1.67	493.83 ± 156.01	8.15 ± 0.2	500.21
Caraíba	6.08 ± 2.49	60.17 ± 2.14	23.3 ± 1.6	373.76 ± 247.01	8 ± 0.33	519.23
Ponte do Padre	5.92 ± 2.48	60.13 ± 1.9	23.7 ± 1.45	468.55 ± 196.75	8.13 ± 0.15	528.61
Alegre	3.73 ± 0.6	28.3 ± 37.81	23.28 ± 1.94	130.19 ± 186.11	6.09 ± 0.25	541.1
Pindaíbal	3.71 ± 1.08	27.05 ± 10.9	24.83 ± 1.56	164.29 ± 106.72	6.62 ± 0.75	565.14
Barra São Domingos	5.55 ± 2.16	76 ± 7.29	25.03 ± 1.01	458.03 ± 206.43	7.79 ± 0.38	591.33
Salobro	5.24 ± 1.83	64.08 ± 0.61	26.78 ± 0.1	314.87 ± 117.34	6.83 ± 0.2	601.19
São Pedro	7.11 ± 0.69	181.63 ± 17.14	23.13 ± 0.95	1008.7 ± 120.95	7.68 ± 0.69	613.2
B. Brasil	6.8 ± 1.43	70.5 ± 3.84	25.05 ± 2.37	1323.58 ± 1679.62	7.91 ± 0.58	470.45
Agropop	6.88 ± 0.81	71.76 ± 2.12	25.93 ± 2.36	485.58 ± 119.65	8.01 ± 0.37	462.04
Pântano I	3.81 ± 3.44	81.53 ± 10.81	29.08 ± 5.9	510.35 ± 272.98	7.08 ± 0.33	452.16
Pântano II	6.87 ± 0.75	69.95 ± 4.7	24.98 ± 1.94	604.93 ± 284.47	7.58 ± 0.39	451.54
Foz	4.47 ± 0.89	71.38 ± 4.87	26.15 ± 2.2	525.85 ± 439.8	7.41 ± 0.35	449.37

* As médias e desvios padrão foram calculados entre os quatro meses de coleta.

ANEXO – FRAÇÕES GRANULOMÉTRICAS EM CADA PUNTO AMOSTRAL

Pontos	SA (%)	AMF (%)	AF (%)	AM (%)	AG (%)	AMG (%)	Cascalho (%)	Seixos (%)	Pedra/m ³	MO (%)
Raposa	1.87	78.86	17.06	1.84	0.22	0.15	0	0	0	0.52
Cabeceirinha	0.59	16.26	5.84	1.93	0.19	0.78	9.94	64.48	0.07	2.28
São Domingos	1	43.39	9.01	1.86	0.71	0.22	2.18	41.64	0.12	0.8
Panelas	1.21	37.4	8.37	6.51	0.79	1.26	3.55	40.9	0.09	1.59
Catolé	0.35	20.05	8.66	2.58	1.29	3.96	24.97	38.14	0.09	1.01
Borrachudo	0.43	35.42	21.53	7.06	0.66	0.63	3.01	31.27	0.09	1.41
Macaúbas	4.12	60.78	5.36	5	6.31	7.87	10.57	0	0	1.52
Nascente	0.53	34.18	9.78	8.3	9.79	4.14	18.09	15.18	0	2.24
Balneário	2.26	47.1	8.58	2.04	1.87	1.81	0.88	35.46	0.09	1.03
Vau	1.38	52.38	4.89	9.11	3.96	3.84	7.01	17.43	0.08	0.97
Caraíba	1.18	42.96	8.89	1.61	0.39	0.88	5.55	38.55	0.01	1.29
Ponte do Padre	0.52	56.33	6.76	8.74	1.14	0.76	0.37	24.87	0.09	1.73
Alegre	1.19	25.88	8.67	3.46	4.07	4.26	14.4	38.07	0	2.42
Pindaíbal	1.18	63.3	28.17	4.79	1.28	0.68	0	0	0	2.06
Barra São Domingos	1.37	76.7	15.04	6.45	0.29	0.16	0	0	0	2.56
Salobro	0.57	39.88	28.37	25.62	4.89	0.66	0	0	0	0.5
São Pedro	0.82	32.04	11.65	4.3	1.3	1.73	13.56	34.6	0.08	1.47
B. Brasil	1.42	51.9	29.58	12.19	1.69	1.66	1.57	0	0	2.08
Agropop	1.89	66.6	8.33	11.65	0.23	0.02	0	11.28	0	1.48
Pântano I	15.26	23.01	10.4	20.94	22.92	7.47	0	0	0	31.47
Pântano II	1.71	83.94	2.02	1.69	1.79	2.48	6.37	0	0	2.69
Foz	2.27	55.86	15.55	25.45	0.64	0.24	0	0	0	1.05

* São indicadas as médias das frações granulométricas calculadas entre os quatro meses de coleta. SA = silte + argila; AMF = areia muito fina; AF = areia fina; AM = areia média; AG = areia grossa; AMG = areia muito grossa; MO = matéria orgânica. Dados obtidos de Rezende (2009).

Rezende, R.S. (2009) Efeito da qualidade ambiental e da heterogeneidade especial sobre a comunidade de macroinvertebrados bentônicos na bacia do rio Pandeiros – MG. Dissertação de Mestrado (Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, MG.