

**UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS -
UNISINOS UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E
PÓS-GRADUAÇÃO PROGRAMA DE PÓS-
GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
NÍVEL DOUTORADO**

ROBERTA COZER BACCA

**INFLUÊNCIA DE GRADIENTES ESPACIAIS SOBRE COMUNIDADES DE
MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS COSTEIRAS DE
DOIS BIOMAS NO SUL DO BRASIL.**

São Leopoldo

2020.

ROBERTA COZER BACCA

INFLUÊNCIA DE GRADIENTES ESPACIAIS SOBRE COMUNIDADES DE
MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS COSTEIRAS DE
DOIS BIOMAS NO SUL DO BRASIL.

Tese apresentada como requisito
parcial para obtenção do título de
Doutor em Biologia, pelo Programa de
Pós-Graduação em Biologia da
Universidade do Vale do Rio dos Sinos
– UNISINOS.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Cristina Stenert Maltchik
Garcia.

São Leopoldo
2020

B116i

Bacca, Roberta Cozer.

Influência de gradientes espaciais sobre comunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras de dois biomas no sul do Brasil / Roberta Cozer Bacca. – 2020.

152 f. : il. ; 30 cm.

Tese (doutorado) – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Biologia, 2020.

“Orientadora: Prof^a. Dr^a. Cristina Stenert Maltchik Garcia.”

1. Banhados. 2. Insetos aquáticos. 3. Macroinvertebrados.
4. Atributos funcionais. 5. Diversidade beta. I. Título.

CDU 573

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Bibliotecária: Amanda Schuster – CRB 10/2517)

AGRADECIMENTOS

A Deus.

Aos meus pais, Edmar e Joçara, que me ensinaram que a educação é sempre o melhor caminho para se alcançar os objetivos e sonhos.

A minha tia e madrinha pelo exemplo, apoio e incentivo dedicados durante essa caminhada.

A escola Waldor Querência por toda compreensão e apoio durante esses quatro anos, e a todos colegas professores que muitas vezes me substituíram e me auxiliaram.

A minha orientadora Cristina Stenert pelo acolhimento, confiança e dedicação durante todo o processo. Pelos ensinamentos e inspiração na busca do conhecimento.

Ao professor Leonardo Maltchik pelas saídas de campo e auxílio na construção e desenvolvimento do trabalho.

Ao colega e coorientador Mateus Pires, pelo empenho, dedicação e paciência durante o processo de análise e interpretação dos resultados.

Às amigas Daniela Zardo, Raquel Freiry, Daiane Vendramini e Thaís Boelter pela parceria nesses anos de doutorado, pelos momentos de alegria e descontração. Vocês são especiais!

Aos demais colegas do LECEA, pelas relações construídas durante esse período, pelos momentos de amizade e companheirismo.

A Capes pela bolsa de estudo concedida.

Aos colegas, professores, funcionários e coordenação do PPG em Biologia da Unisinos.

A todas as pessoas que direta ou indiretamente fizeram parte de minha vida nesses quatro anos.

A vocês, muito obrigada!

“Louvado sejas, meu Senhor,
Por nossa irmã a mãe Terra,
Que nos sustenta e governa,
E produz frutos diversos
E coloridas flores e ervas.”

O Cântico do irmão Sol
São Francisco de Assis

RESUMO

Espécies não apresentam distribuições similares e uniformes ao longo de gradientes ambientais, em função de restrições bióticas e abióticas. Porém, os efeitos de muitos gradientes ambientais sobre a estrutura de comunidades animais ainda permanecem desconhecidos. Macroinvertebrados aquáticos são importantes representantes de ecossistemas de áreas úmidas, e suas comunidades são influenciadas pelo período de duração da água e por processos locais, regionais e espaciais. Neste sentido, o objetivo geral da tese foi analisar a diversidade beta e avaliar a influência de gradientes espaciais sobre as estruturas taxonômica e funcional de comunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras do Sul do Brasil nos biomas Mata Atlântica e Pampa. Em relação a diversidade beta, as comunidades de macroinvertebrados foram estudadas em 24 lagoas na Planície Costeira dos estados nos estados de SC e RS, distribuídas ao longo de um gradiente latitudinal. Avaliamos a influência de fatores locais (qualidade da água e estrutura do habitat) e fatores regionais (clima) sobre a diversidade beta de comunidades de macroinvertebrados. Nosso estudo demonstrou que as diferenças na composição de espécies entre áreas úmidas são mais fortemente influenciadas pelas diferenças ambientais do que pela distância geográfica entre as áreas úmidas. Tratando-se da análise taxonômica e funcional de macroinvertebrados aquáticos, as comunidades foram estudadas em 12 lagoas distribuídas ao longo de um gradiente latitudinal na Planície Costeira dos estados de SC e RS, entre os biomas Pampa e sul da Mata Atlântica, em dois anos (2015 e 2016). Em relação as análises taxonômicas, nosso estudo demonstrou que as diferenças na composição de espécies entre áreas úmidas são influenciadas tanto pelas variáveis ambientais locais quanto pelas regionais e espaciais. Para a categorização funcional os gêneros foram classificados quanto aos traços de voltinismo, dispersão, hábitos, grupos tróficos e tamanho máximo corporal. Avaliou-se também os efeitos relativos do ambiente, do clima e do bioma sobre a estrutura funcional da comunidade. Nosso estudo demonstrou que as diferenças na estruturação funcional de espécies entre áreas úmidas são influenciadas tanto pelas variáveis ambientais locais quanto pelas regionais e espaciais. Esses resultados contribuem para a ecologia de áreas úmidas e para uma melhor compreensão das interações entre áreas úmidas e macroinvertebrados aquáticos.

Palavras-chave: Banhados. Insetos aquáticos. Macroinvertebrados. Atributos funcionais. Diversidade beta.

ABSTRACT

Species do not have similar and uniform distributions along environmental gradients, due to biotic and abiotic restrictions. However, the effects of many environmental gradients on the structure of animal communities are still unknown. Aquatic macroinvertebrates are important representatives of wetland ecosystems, and their communities are influenced by the duration of the water and local, regional and spatial processes. In this sense, the general objective of the thesis was to analyze the beta diversity and evaluate the influence of spatial gradients on the taxonomic and functional structures of aquatic macroinvertebrate communities in coastal wetlands in southern Brazil in the Atlantic Forest and Pampa biomes. In relation to beta diversity, macroinvertebrate communities were studied in 24 lagoons on the coastal plain of the states in the states of SC and RS, distributed along a latitudinal gradient. We assessed the influence of local factors (water quality and habitat structure) and regional factors (climate) on the beta diversity of macroinvertebrate communities. Our study demonstrated that differences in species composition between wetlands are more strongly influenced by environmental differences than by geographic distance between wetlands. In terms of taxonomic and functional analysis of aquatic macroinvertebrates, communities were studied in 12 distributed ponds along a latitudinal gradient in the Coastal Plain of the states of SC and RS, between the Pampa and southern Atlantic Forest biomes, in two years (2015 and 2016). Regarding taxonomic analyzes, our study demonstrated that differences in species composition between wetlands are influenced by both local, regional and spatial environmental variables. For functional categorization, the genders were classified according to the characteristics of voltinism, dispersion, habits, trophic groups and maximum body size. The relative effects of the environment, climate and biome on the functional structure of the community were also evaluated. Our study demonstrated that the differences in the functional structuring of species between wetlands are influenced by both local, regional and spatial environmental variables. These results contribute to the ecology of wetlands and to a better understanding of the interactions between wetlands and aquatic macroinvertebrates.

Keywords: Wetlands. Aquatic insects. Macroinvertebrates. Functional attributes. Beta diversity.

SUMÁRIO

1. APRESENTAÇÃO	09
2. INTRODUÇÃO GERAL	10
2.1. Áreas úmidas.....	10
2.2 Ecologia de Macroinvertebrados Aquáticos	11
2.3. Diversidade Beta da Comunidade de Macroinvertebrados Aquáticos.....	14
2.4. Diversidade Funcional da Comunidade de Macroinvertebrados Aquáticos.....	17
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21
4. CAPÍTULOS.....	33
4.1 CAPÍTULO 01: Influência dos Fatores Ambientais Locais Regionais e Distâncias Geográficas Sobre A Diversidade Beta De Comunidades de Macroinvertebrados Aquáticos Em Áreas Úmidas no Sul do Brasil.....	33
4.2. CAPÍTULO 02: Influência de Variáveis Locais e Regionais na Estrutura Taxônomica de Macroinvertebrados em Áreas Úmidas Costeiras.....	77
4.3. CAPÍTULO 02: Diversidade funcional de insetos aquáticos em áreas úmidas localizadas em dois biomas no Sul do Brasil.....	109
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE.....	151

1. APRESENTAÇÃO

A presente tese foi elaborada em duas partes a fim de facilitar a publicação dos resultados obtidos. A primeira parte consiste em uma Introdução Geral, incorporando os principais temas abordados com o objetivo de fornecer a base teórica acerca da temática deste estudo e segue formatado as normas vigentes da Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT).

A tese está estruturada da seguinte forma: a seção ‘Introdução geral’ descreve e contextualiza os conceitos que norteiam os temas abordados na tese, assim como os ecossistemas e os organismos-alvo selecionados para o estudo (respectivamente, áreas úmidas e macroinvertebrados aquáticos).

Posteriormente, a seção ‘Capítulos’ contém três artigos científicos, os quais têm como finalidade a publicação em periódicos especializados, e estão formatados nas normas dos periódicos aos quais eles foram ou serão submetidos. Em cada capítulo testa-se a influência de determinado gradiente ambiental sobre métricas específicas da estrutura de comunidades de macroinvertebrados. O capítulo 1 testa a influência de gradientes espaciais na beta diversidade de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras localizadas em uma região de transição entre os biomas Pampa e Mata Atlântica no Sul do Brasil. O capítulo 2 avalia os padrões da composição taxonômica da comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas costeiras nos Biomas Mata Atlântica e Pampa no Sul do Brasil em resposta a fatores ambientais locais e regionais. O capítulo 3, por sua vez, os padrões de diversidade funcional de insetos aquáticos em áreas úmidas costeiras do Sul do Brasil.

O artigo resultante do capítulo 1 capítulo encontra-se submetido ao periódico *Austral Ecology*.

2. INTRODUÇÃO GERAL

2.2 Áreas Úmidas

As áreas úmidas figuram entre os mais importantes ecossistemas para proteção da biodiversidade devido a sua grande riqueza de espécies, incluindo aves, mamíferos, répteis, anfíbios, peixes e invertebrados (GETZNER, 2002). Além disso, são fontes de recursos naturais para a humanidade e estão entre os ecossistemas mais produtivos do mundo (BARBIER; ACREMAN; KNOWLER, 1997; MITSCH E GOSELINK 2000; BATZER et al., 2014). A definição mais aceita internacionalmente para áreas úmidas foi proposta pela Convenção de Ramsar: “extensões de brejos, pântanos e turfeiras, ou superfícies cobertas de água, sejam de regime natural ou artificial, permanentes ou temporárias, estancadas ou correntes, doces, salobras ou salgadas, incluídas as extensões de água marinha cuja profundidade na maré baixa não exceda os seis metros”. A partir desta definição, muitos países elaboraram definições mais complexas a fim de incluir características próprias de suas regiões, como, por exemplo, Canadá (TARNOCAI, 1980), Espanha (BERNALDEZ & MONTES, 1989), Estados Unidos (COWARDIN, 1979), Austrália (PAIJMANS et al., 1985), Grécia (ZALIDIS & MANTZAVELAS, 1996) e África do Sul (TAYLOR; HOWARD; BEGG, 1995).

No Brasil, Junk e colaboradores (2014) definiram áreas úmidas como sendo ecossistemas que estão na interface entre ambientes aquáticos e terrestres, podendo ser continentais ou costeiros, naturais ou artificiais, permanentemente ou periodicamente inundados, consistirem apenas de solos encharcados, podendo ser de água doce, salobra ou salgada, sendo ainda habitats de comunidades específicas de plantas e animais adaptados a sua dinâmica hidrológica. Entretanto, todas as definições propostas de áreas úmidas compartilham características como áreas alagáveis e solos saturados, ricos em matéria orgânica (MITSCH & GOSELINK, 2000; RAMSAR CONVENTION, 2013). Segundo relatório oficial da Convenção de Ramsar (RAMSAR, 2013), existem hoje 2.127 áreas úmidas de importância internacional. Até o momento, 168 países assinaram este tratado de cooperação internacional para a proteção das áreas úmidas (RAMSAR, 2013). O Brasil

integrou oficialmente a Convenção de Ramsar através do decreto nº 1.905 de 16 de maio de 1996. A extensão total de áreas úmidas protegidas no Brasil é de 6.500.000 hectares. Cinco áreas úmidas estão situadas na Zona Costeira e Marinha e seis na Amazônia Legal (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE- MMA, 2019).

Dentre as inúmeras funções ecológicas das áreas úmidas, podem-se destacar a ciclagem de nutrientes (BUNN et al., 1999), o armazenamento de carbono (ADHIKARI; BAJRACHARAYA, 2009), controle de inundações (HEY; PHILIPPI, 1995; BULLOCK & ACREMAN, 2003) e o provisionamento de habitat para a vida selvagem (JACOBS et al., 2009). Outro papel fundamental desses ecossistemas é assegurar o abastecimento de água, segurança alimentar e meios de subsistência para milhões de pessoas que vivem em países em desenvolvimento através da produção de peixes, agricultura e turismo (SHEWAYE, 2008; SAUNDERS et al., 2002; TEFERI et al., 2010).

Embora as áreas úmidas sejam ecossistemas extremamente relevantes sob o ponto de vista da conservação, a taxa de perda de áreas úmidas em uma escala global ainda é desconhecida, uma vez que muitas áreas são drenadas antes de serem identificadas (MITSCH & GOSSELINK, 2000). Dugan (1993) estimou que, hoje, cerca de 50% das áreas úmidas originais já foram perdidas, principalmente em países da Europa (cerca de 90%). As principais causas de perda de áreas úmidas continentais são a drenagem para a agricultura, silvicultura, assentamento para o desenvolvimento humano e a exploração dos recursos naturais e poluição (MITSCH & GOSSELINK, 2000). O cenário atual de mudanças climáticas globais é outro fator preocupante para as áreas úmidas em função das previsões de aumento de temperatura. No Sul do Brasil aproximadamente 72% das áreas úmidas são pequenas e muitas delas intermitentes (MALTCHIK et al., 2003) e esse aumento da temperatura (entre 1,7 e 3,9°C em 100 anos) (IPCC, 2007) afetaria diretamente processos biológicos, tais como fotossíntese, respiração e transpiração e as taxas de evaporação, intensificando processos de eutrofização, dinâmica de gases e nutrientes, salinização e dispersão de espécies provenientes de climas mais quentes.

2.3 Ecologia de Macroinvertebrados Aquáticos

Os macroinvertebrados aquáticos são organismos sésseis ou com mobilidade reduzida,

que habitam a coluna d'água e o sedimento de ecossistemas aquáticos (LI et al., 2010) e são representados por vários grupos taxonômicos (platelmintos, anelídeos, moluscos, crustáceos, aracnídeos e insetos). Eles são geralmente maiores que 0,22 mm de diâmetro e ficam retidos em malha com abertura que varia de 200 a 500 micrômetros. Habitam o sedimento, a coluna d'água, as raízes de plantas aquáticas, pedras, galhos e folhas em ecossistemas aquáticos de água doce, salobra e marinha. Além disso, sua presença, quantidade e distribuição fornecem respostas sobre o funcionamento dos ecossistemas aquáticos (DOLBETH et al, 2007; NUNES et al, 2016; PINNA et al, 2013).

A fauna de macroinvertebrados representa um grupo expressivo na composição das áreas úmidas com espécies adaptadas aos diversos tipos de ecossistemas aquáticos apresentando estratégias para resistir ao ressecamento e estratégias de sobrevivência frente às variações físicas e químicas da água (BATZER et al., 2013). O conhecimento de suas relações com o ambiente é fundamental para a compreensão dos processos ecológicos desses ecossistemas (WARD, 1986). Esse grupo exerce um papel importante na dinâmica de nutrientes, na transformação da matéria e no fluxo de energia das áreas úmidas (WALLACE & WEBSTER, 1996). Além disso, os macroinvertebrados desempenham inúmeras funções ecológicas nas áreas úmidas como filtragem, fragmentação de partículas, biorrevolvimento do sedimento, além de constituírem o elo entre os produtores e diversos consumidores na dinâmica trófica e também são utilizados como bioindicadores da qualidade da água (WALLACE & WEBSTER, 1996; ESTEVES, 1998; BOULTON & JENKINS, 1998; RICHTER, 2000; ROQUE et al., 2003).

Vários estudos demonstraram que a comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas é influenciada por variáveis ambientais locais e regionais. Dentre as variáveis locais, o hidroperíodo, o tamanho e a diversidade de habitats tem se mostrado como fatores determinantes na estrutura da comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas (BATZER et al., 2004; STENERT & MALTCHIK, 2007; STENERT et al., 2008) Além disso, variáveis abióticas físicas e químicas da água, tais como, temperatura, profundidade, concentração de nutrientes, condutividade, pH, quantidade de matéria orgânica e oxigênio disponível, e biológicas, como competição e predação (PAUKERT & WILLIS, 2003; BATZER et al., 2004) influenciam fortemente a estrutura e dinâmica das comunidades de macroinvertebrados nesses ecossistemas (BATZER & WISSINGER, 1996; STENERT et al.,

2008). Alguns estudos demonstraram que a riqueza de macroinvertebrados aumenta com o tamanho da área úmida, com a heterogeneidade de hábitat e com a quantidade de macrófitas (VINSON & HAWKINS, 1998; POFF, 2017). Em contrapartida, comunidades de macroinvertebrados com baixa riqueza e diversidade têm sido associadas a ecossistemas com baixa qualidade da água (TOWNSEND et al., 1994; HILDREW & GILLER, 1994). O tipo de solo também age como um importante fator local influenciando os fatores abióticos da água (MC CONIGLEY et al., 2015).

As comunidades de macroinvertebrados também podem variar entre áreas úmidas inseridas em matrizes florestais em comparação a áreas úmidas localizadas em matrizes campestres. A vegetação arbórea circundante proporciona uma maior cobertura vegetal, disponibiliza um maior número de micro-habitats (PAZ et al., 2008; SURIANO & FONSECA-GUESSNER, 2004), e altera a disponibilidade de fontes alimentares para os macroinvertebrados aquáticos, aumentando assim sua riqueza nessas áreas úmidas (VANNOTE et al., 1980; GHERMANDI et al., 2009). Já as áreas úmidas localizadas em matrizes campestres, dominadas pela vegetação herbácea, recebem uma maior incidência de luz solar, porém uma menor quantidade de matéria orgânica, favorecendo uma mudança trófica em relação às áreas úmidas localizadas em matrizes florestais (SWEENEY, 1993; BROADMEADOW et al., 2011; RYAN et al., 2013). Estudos prévios sugeriram que a comunidade de macroinvertebrados aquáticos, no contexto biogeográfico, parece ser empobrecida em regiões com predominância de vegetação herbácea em relação a áreas florestais (PAZ et al., 2008; RYAN et al., 2013). Entretanto, estes dados provêm de estudos realizados em escalas espaciais restritas, mostrando assim a importância de estudos comparativos entre biomas em diversas escalas espaciais.

Variáveis ambientais atuando em escala regional também tem se mostrado importantes na estrutura e dinâmica das comunidades de macroinvertebrados, como por exemplo, os fatores climáticos que influenciam diversas características funcionais das espécies (DÍAZ & CABIDO, 1997; MULHOLLAND et al., 1997), a geologia (SMITH et al., 2003) e os fatores geográficos mostrando que a riqueza de macroinvertebrados tende a aumentar com a diminuição da latitude (LAMMERT; ROTH et al., 1999; BOYERO, 2002; BOULTON et al., 2005).

Em se tratando das comunidades de macroinvertebrados de áreas úmidas, o

conhecimento sobre os fatores que as influenciam em diferentes escalas espaciais (e.g., desde a escala de habitat até bacias hidrográficas) é incipiente (BATZER et al., 2004; STENERT et al., 2004; JOHNSON et al., 2004; STENDERA & JOHNSON 2005; ÁVILA et al., 2011). Nestes ecossistemas, poucos estudos foram realizados para analisar a diversidade beta de comunidades de macroinvertebrados dentro e entre as áreas úmidas com o intuito de determinar qual a escala espacial estaria mais associada com a maior variação na composição desta comunidade (JOHNSON et al., 2004; STENDERA & JOHNSON 2005; ÁVILA et al., 2011). Entretanto, estudos sobre as comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas vêm aumentando devido, principalmente, às preocupações com as perdas destas áreas, juntamente com a importância ecológica dos invertebrados nesses ecossistemas aquáticos (THORP & COVICH, 2009; CROWNS et al., 1992; BATZER et al., 2004).

2.4 Diversidade Beta da Comunidade de Macroinvertebrados Aquáticos

A diversidade de espécies é um conceito que inclui a hierarquia biológica completa, desde sequências de DNA até ecossistemas, ou toda a hierarquia taxonômica, de alelos a reinos (SARKAR & MARGULES, 2002; WILSON, 1988). As variações na diversidade biológica dentro de escalas espaciais são os fatores chave na determinação dos padrões de diversidade (CODY; DIAMOND, 1975; HUBBELL, 2011). Os processos que influenciam a diversidade de espécies são classificados entre aqueles capazes de atuar em escalas locais e regionais. Os processos locais e regionais estão relacionados às escalas espaciais de forma que prevalecem processos ecológicos e biogeográficos, respectivamente (CORNELL; LAWTON, 1992; HUSTON, 1999; LOPES; CALLIMAN, 2008; LEIBOLD et al., 2004; HEINO et al., 2015, POFF, 2017). O entendimento desses processos é fundamental para a determinação da estrutura de uma comunidade biológica (BEISNER et al., 2006; HILL et al., 2017).

Whittaker (1960) propôs um modelo para o particionamento da diversidade em componentes alfa, beta e gama. Neste sentido, a diversidade gama (γ) corresponde à diversidade total de espécies em um conjunto de comunidades (LANDE, 1996), e esta é composta pela diversidade dentro de uma comunidade (alfa) e pela variação da diversidade entre comunidades dentro da escala regional (beta) (CRIST et al., 2003). Aplicado a escalas

hierárquicas, os padrões de particionamento da diversidade em múltiplas escalas espaciais e temporais abrange grande parte do recente interesse dos ecólogos (SUURKUUKKA et al., 2012).

Sendo uma medida essencialmente de dissimilaridade da composição da comunidade entre áreas, a diversidade beta tem sido fortemente focada pela comunidade científica a partir do particionamento aditivo de seus componentes na tentativa de explorar fatores que geram variação na composição das comunidades entre áreas e atuam na formação e evolução das comunidades biológicas (LANDE, 1996; VELLEND, 2010). A diversidade beta pode refletir dois fenômenos diferentes: a substituição espacial das espécies e o aninhamento das comunidades (HARRISON et al. 1992; BASELGA, 2010; LEGENDRE, 2014). Estudos recentes fornecem uma estrutura unificada para distinguir a real contribuição da substituição e do aninhamento para o padrão de diversidade beta (BASELGA, 2010). Um padrão aninhado da comunidade de espécies ocorre quando a biota de locais com menor número de espécies são subconjuntos daquelas de locais mais ricos (ULRICH & GOTELLI, 2007; SI et al., 2016), refletindo um processo não-aleatório de perda de espécies como consequência de algum fator que promova a desagregação ordenada das comunidades (GASTON & BLACKBURN, 2000). Ao contrário, a substituição implica na mudança de algumas espécies por outras, como consequência da ordenação ambiental ou restrições geográficas e históricas (QIAN et al. 2005; NUNES et al., 2016). Os dois componentes da diversidade beta geralmente demonstram complementaridade, ou seja, as comunidades raramente são organizadas apenas por processos relacionados ao aninhamento ou a substituição, mas são frequentemente estruturadas por contribuições variáveis de ambos para a diversidade beta total. (BRENDONCK et al., 2015, PIRES et al., 2018; BRAGHIN et al., 2018; LOPES et al., 2019; PERBICHE-NEVES et al., 2019; GIANUCA et al., 2017).

Já é de amplo conhecimento que o padrão geral biogeográfico esperado para a diversidade é o aumento da riqueza dos polos em direção aos trópicos (BOYERO, 2002; WILLIG; KAUFMAN; STEVENS, 2003; MITTELBAACH et al., 2007; GIANUCA et al., 2017). Esta variação da riqueza está associada aos limites de distribuição das espécies, sendo responsável pelas diferenças na beta diversidade das comunidades ao longo do espaço (WHITTAKER, 1960; WHITTAKER, 1972). Nesse sentido, a similaridade das comunidades diminui conforme aumenta a distância geográfica entre os locais (CRIST et al.,

2003; STENDERA & JOHNSON 2005, NEKOLA & WHITE, 1999; HUBBELL, 2006).

A composição e a distribuição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos são controladas por fatores ambientais bióticos e abióticos em escala espacial local (p. ex., substrato, características químicas da água, condições do habitat) e regional (latitude, bioma, continente) (MINSHALL, 1988; POFF, 1997; HEINO et al., 2004; LIGEIRO et al., 2010; HILL et al., 2017; HEINO & TOLONEN, 2017), assim como por escalas temporais (BROSSE, ARBUCKLE & TOWNSEND, 2003; WEIGEL et al., 2003). Vários autores têm analisado os padrões de distribuição das comunidades de macroinvertebrados em ecossistemas lênticos em diferentes escalas espaciais (BRODERSEN et al., 1998; HEINO, 2000; DE SZALAY & RESH 2000; WEATHERHEAD & JAMES 2001; OERTLI et al., 2002; TARR et al., 2005). Dentro desse aspecto, a dispersão em macroinvertebrados, ocorre principalmente passivamente pelo vento ou ativamente sobre a terra (BILTON et al. 2001), sugerindo que os lagos próximos devem abrigar comunidades mais semelhantes do que os lagos distantes (DE BIE et al. 2012) independentemente das conexões entre os cursos de água (HEINO, 2015). No entanto, após o local ter sido alcançado através da dispersão, as condições ambientais locais ainda tendem a filtrar o conjunto de espécies que ocorrem em um determinado lago (LEIBOLD et al., 2004). Sendo então necessário que se examinem a distância da comunidade e a similaridade ao longo de gradientes ambientais e espaciais, ao mesmo tempo em que se deve considerar as múltiplas facetas e diferentes componentes da diversidade beta em macroinvertebrados bentônicos.

Em se tratando das comunidades de macroinvertebrados de áreas úmidas, o conhecimento sobre os fatores que as influenciam em diferentes escalas espaciais (e.g., desde a escala de habitat até bacias hidrográficas), é incipiente (BATZER et al., 2004; STENERT et al., 2004; JOHNSON et al., 2004; STENDERA & JOHNSON 2005; ÁVILA et al., 2011). Porém, a maior parte da literatura disponível está concentrada em grupos de plantas e vertebrados, sendo os ecossistemas aquáticos menos explorados (BOYERO 2002; VINSON & HAWKINS 2003; PEARSON & BOYERO 2009). Além disso, as ideias atuais enfatizam que as múltiplas facetas da biodiversidade devem ser consideradas de forma mais completa para fornecer uma imagem mais clara do padronamento espacial das comunidades ecológicas (GRAHAM & FINE 2008, MEYNARD et al., 2011; TUCKER et al., 2017).

2.5 Diversidade Funcional da Comunidade de Macroinvertebrados Aquáticos

As comunidades ecológicas podem ser caracterizadas seguindo duas abordagens principais. A abordagem tradicional baseia-se na estrutura taxonômica, enquanto que uma mais recente baseia-se nas características dos traços funcionais das espécies nas comunidades ecológicas. Embora a abordagem funcional tenha uma longa história na pesquisa ecológica (STATZNER et al., 2001), ela vem sendo enfatizada nas últimas duas décadas em estudos que avaliam as conexões entre o funcionamento do ecossistema, a biodiversidade e a degradação ambiental (KINZIG et al., 2002, CALAÇA & GRELE, 2016). Apesar de medidas como riqueza de espécies, abundância e composição responderem bem às variações ambientais, estudos recentes têm mostrado que medidas baseadas em traços funcionais podem ampliar as respostas ecológicas das comunidades nos ecossistemas (KINZIG et al., 2002; PETCHEY; GASTON, 2006; HEINO, 2008; CALAÇA & GRELE, 2016; LI et al., 2019) e também há evidências crescentes de que o funcionamento do ecossistema está diretamente relacionado com as características funcionais específicas de cada espécie (LOREAU et al., 2001; BOLAM et al., 2002; GILLER et al., 2004; HOOPER et al., 2005). Como tal, CADOTTE et al. (2017) e GAGIC et al. (2015) revisaram medidas de diversidade funcional para trazer à tona emergentes padrões e fornecer pistas sobre a gestão e tomada de decisão dos ecossistemas. Suas revisões de literatura indicam que a diversidade funcional é um dos melhores preditores da função do ecossistema.

Uma definição amplamente adotada para diversidade funcional é "o valor e a amplitude das espécies e atributos funcionais que influenciam o funcionamento do ecossistema" (TILMAN, 2001). As características funcionais de um organismo estão relacionadas ao seu papel funcional específico no nível trófico e podem diferir bastante entre os organismos e também nos valores das características (por exemplo, características contínuas e características discretas) (POFF et al., 2006; GAGIC et al., 2015). Estudos de diversidade funcional também podem se concentrar na importância de traços específicos para a aptidão individual (BRADSHAW, 1987). Nesse sentido, o uso do termo "função" pode aplicar-se tanto aos níveis tróficos quanto ao processo evolutivo. Independentemente da definição utilizada, é um ponto consensual que os estudos de diversidade funcional sempre consideram os organismos como "entidades dinâmicas que interagem com seu ambiente" (CALOW, 1987). A influência desses organismos nas funções do ecossistema pode variar

de acordo com os atributos (*traits* das espécies). Esses atributos são propriedades bem definidas, mensuráveis, geralmente medidas no nível do indivíduo, definindo a estabilidade dos ecossistemas através de respostas de resistência e resiliência que podem ser físicas (tamanho do corpo), bioquímicas (presença de metabólitos secundários, voltinismo), comportamentais (período de forrageamento) e temporais (duração da fase larval) (MAYFIELD et al., 2010; MCGILL et al., 2006).

Estudos de diversidade funcional foram historicamente conduzidos para responder a duas perguntas principais: (a) como as espécies influenciam o funcionamento do ecossistema, e (b) como as espécies respondem às mudanças ambientais (HOOPER et al., 2000). Dentre as métricas que ajudam a medir de forma mais precisa a diversidade funcional nas comunidades, podem-se destacar os índices de **riqueza** (número de grupos funcionais), de **equabilidade** (equitabilidade), de **divergência funcional** (medidas de distribuição e diferenciação dos grupos no range dos nichos) e de **dispersão funcional** (MASON et al., 2005; LALIBERTÉ e LEGENDRE 2010; MOUCHET et al., 2010). A maneira como esses índices variam pode indicar quais são os mecanismos responsáveis por estas estruturas da comunidade. Por exemplo, mecanismos de filtros ambientais indicam que espécies coexistentes tendem a ser mais similares do que se esperaria ao acaso, pois as condições ambientais atuam como um filtro, selecionando e possibilitando a persistência de um espectro relativamente pequeno de traços funcionais das espécies (KEDDY, 1992).

O índice de Riqueza Funcional corresponde ao número de grupos funcionais, que representam um conjunto de espécies que realizam funções similares em um ecossistema, formado dentro de um determinada comunidade; a Equitabilidade Funcional, pode ser vista como o grau em que as características de uma comunidade estão distribuídas em um nicho para permitir a utilização eficiente de toda a gama de recursos de que dispõe; e a Divergência Funcional mede o grau de diferenciação de nicho entre as espécies de uma comunidade (MASON et al. 2005). Recentemente, Laliberté e Legendre (2010) propuseram o índice de Dispersão Funcional, que capta a distância média entre as espécies com base em suas características funcionais e sua abundância relativa em um espaço-traço multidimensional (COLZANI et al., 2013).

Outro aspecto importante da composição de traços é a redundância funcional. O conceito de redundância funcional baseia-se em observações de que algumas espécies

desempenham papéis similares em comunidades e ecossistemas e, portanto, podem ser substituídas nos processos ecossistêmicos (ROSENFELD, 2002; BONADA, 2013). Por exemplo, Beche & Statzner (2009) e Statzner et al. (2007) demonstraram que filtros ambientais relacionados com o tipo habitat em riachos de cabeceira promoveram redundância funcional nas comunidades de invertebrados aquáticos nos EUA e Europa. A redundância também influencia a resiliência das comunidades (NAEEM, 1998; PILLAR et al., 2013).

Traços funcionais e diversidade funcional de macroinvertebrados têm estreita relação com variáveis ambientais. A resposta de características funcionais a gradientes ou variáveis ambientais tem sido preditiva e relativamente estável, mesmo em regiões biogeográficas, porque restrições ambientais ou estressores desempenham papel dominante na formação da composição de características das comunidades locais (BONADA et al., 2006; STATZNER & BÊCHE, 2010). Entretanto, as respostas esperadas às características que refletem os efeitos das mudanças ambientais nas comunidades foram relacionadas à variação espaço-temporal dos estressores. O “conceito de modelo de habitat” e a “suposição de filtro de paisagem” (da escala regional ao alcance do fluxo) são duas teorias principais que explicam as respostas das características aos estressores, como frequência de perturbação (temporal), disponibilidade de refúgios (espaciais) e filtros de características operando em escalas hierárquicas (SOUTHWOOD, 1977; TOWNSEND & HILDREW, 1994; POFF, 1997). Vários estudos intensivos foram realizados sobre a relação entre características e variáveis ambientais (sensu STATZNER & BÊCHE, 2010; HEINO et al., 2013), enquanto menos estudos abordaram as relações entre diversidade funcional e variáveis ambientais.

As métricas funcionais fornecem uma série de vantagens, como uma ampla gama de respostas a múltiplos estressores (DOLÉDEC *et al.*, 1999; CULP et al., 2011; MONDY et al., 2016) e a compreensão mais mecanicista para identificar as causas das mudanças (DOLÉDEC et al., 2011; VERBERK et al., 2013). Nesse sentido, uma abordagem funcional pode produzir diferentes conclusões sobre a importância desses atributos para o funcionamento dos ecossistemas, dependendo do método de classificação utilizada (WRIGHT et al., 2006). Assim, há uma necessidade de fornecer medidas contínuas de diversidade funcional que utilizem diretamente valores quantitativos para as características funcionais (VILLÉGER et al., 2008).

A abordagem funcional de comunidades tem sido aplicada a diferentes grupos taxonômicos, como por exemplo, vertebrados (PETCHEY et al., 2007), insetos terrestres (BIHN et al., 2010) e plantas (CIANCIARUSO et al., 2009), e em ecossistemas aquáticos, em estudos com peixes (STRECKER et al., 2011) e microrganismos (WORSFOLD et al., 2009). Em relação à comunidade de macroinvertebrados aquáticos, o uso de vários traços funcionais tem um papel fundamental para a compreensão das relações entre as comunidades e os gradientes ambientais (DOLE'DEC et al., 2010; LAMOUREUX et al., 2004; FINN & POFF 2006) No entanto, a diversidade de características funcionais, tem sido aplicada com muito menos frequência a organismos aquáticos do que a terrestres (HEINO et al., 2013; GAGIC et al., 2015).

O estudo de Cummins (1973) foi pioneiro no desenvolvimento de uma abordagem funcional para insetos aquáticos tendo como base suas relações tróficas (VANNOTE et al., 1980). Pesquisas vêm demonstrando que a diversidade funcional, ao invés da diversidade taxonômica de espécies, contribui melhor para a compreensão das funções do ecossistema, tais como produtividade (DOLE'DEC et al., 2000; HOOPER; GAYRAUD et al., 2003; DUKES, 2004; PETCHEY et al., 2004; HOOPER et al., 2005), resistência das espécies às perturbações ambientais (DUKES, 2001; BELLWOOD et al., 2004), e regulação do fluxo da matéria (WALDBUSSER et al., 2004). No Brasil, o estudo desenvolvido por Colzani et al. (2013) foi pioneiro em quantificar a diversidade funcional de insetos aquáticos na Mata Atlântica, considerando principalmente a divergência e a dispersão funcional como fortes traços indicativos da relação espécie-ambiente. Já na Europa, traços funcionais para gêneros de invertebrados aquáticos, como o tamanho máximo do corpo, o voltinismo, a dispersão, as formas de resistência e os hábitos alimentares, foram sugeridos para melhorar a compreensão das relações entre as espécies e o ambiente em zonas de transição de habitats em rios (USSEGLIO-POLATERA et al., 2000; TACHET et al., 2010). Embora a teoria sugira uma ligação direta entre a diversidade funcional e as funções do ecossistema, essa relação foi pouco explorada em estudos com a comunidade de macroinvertebrados aquáticos de áreas úmidas. Consequentemente, pouco se sabe sobre o papel funcional que os macroinvertebrados exercem nas áreas úmidas.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADHIKARI, S., BAJRACHARAYA, S., A. review of carbon dynamics and sequestration in wetlands. **Journal of Wetlands Ecology**, v. 2, p. 2–46, 2009.

ÁVILA, A.C.; STENERT, C.; MALTCHIK, L. Partitioning macroinvertebrate diversity across different spatial scales in southern Brazil coastal wetlands. **Wetlands**, v. 31, n. 3, p. 459–469, 2011.

BARBIER, E. B.; ACREMAN, M. C.; D, KNOWLER. Economic valuation of wetlands: a guide for policy makers and planners. Gland: Ramsar Convention Bureau. 1997.

BATZER, D. P.; SHARITZ, R. R. (Ed.). **Ecology of freshwater and estuarine wetlands**. Univ of California Press, 2014.

BATZER, D. P. The Seemingly Intractable Ecological Responses of Invertebrates in North American Wetlands: A Review. **Wetlands**, v. 33, p. 1–15, 2013.

BATZER, D. P.; PALIK, B. J.; BUECH, R. Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 23, n. 1, p. 50-68, 2004.

BATZER, D. P.; WISSINGER, S.A. Ecology of insect communities in nontidal wetlands. **Annual Review of Entomology**, v. 41, p. 75-100, 1996.

BÊCHE, LEAH A., BERNHARD STATZNER. Richness gradients of stream invertebrates across the USA: taxonomy-and trait-based approaches. **Biodiversity and Conservation** 18.14, 2009.

BELLWOOD, David R. et al. Confronting the coral reef crisis. **Nature**, v. 429, n. 6994, p. 827, 2004.

BERNALDEZ, F. G.; MONTES, C. Los humedales del acuífero de Madrid: Inventario y tipología basada em su origen y funcionamiento. **Canal de Isabel II, Madrid**, 1989.

BIHN, J. H.; GEBAUER, G.; BRANDL, R. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. **Ecology**, v. 91, n. 3, p. 782-792, 2010.

BILTON, DAVID T., JOANNA R. FREELAND, AND BETH OKAMURA. Dispersal in freshwater invertebrates. **Annual review of ecology and systematics**. 32.1 (2001): 159-181.

BOLAM, S. G.; FERNANDES, T. F.; HUXHAM, M. Diversity, biomass, and ecosystem processes in the marine benthos. **Ecological monographs**, v. 72, n. 4, p. 599-615, 2002.

BONADA, N.; RESH, V. H. Mediterranean-climate streams and rivers: geographically

separated but ecologically comparable freshwater systems. **Hydrobiologia**, v. 719, n. 1, p. 1-29, 2013.

BOULTON, A.; J. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. **Freshwater Biology**, v. 48, n. 7, p. 1173-1185, 2003.

BOULTON, A. J.; JENKINS, K. M. Flood regimes and invertebrate communities in floodplain wetlands. **Wetlands in a dry land: Understanding for management**, p. 137-46, 1998.

BOYERO, L. Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient? **Marine and Freshwater Research**, v. 53, n. 4, p. 753-755, 2002.

BRAGHIN, LOUIZI DE SOUZA MAGALHÃES. Effects of dams decrease zooplankton functional β -diversity in river-associated lakes. **Freshwater Biology** 63.7 (2018): 721-730.

BROADMEADOW, S. B. et al. The influence of riparian shade on lowland stream water temperatures in southern England and their viability for brown trout. **River Research and Applications**, v. 27, n. 2, p. 226-237, 2011.

BRADSHAW, A. D. Functional ecology = comparative ecology? 1987.

BRODERSEN, K. P.; DALL, P. C.; LINDEGAARD, C. The fauna in the upper stony littoral of Danish lakes: macroinvertebrates as trophic indicators. **Freshwater Biology**, v. 39, n. 3, p. 577-592, 1998.

BROSSE, S.; ARBUCKLE, C. J.; TOWNSEND, C. R. Habitat scale and biodiversity: influence of catchment, stream reach and bedform scales on local invertebrate diversity. **Biodiversity & Conservation**, v. 12, n. 10, p. 2057-2075, 2003.

BUNN, S. E.; DAVIES, P. M.; MOSISCH, T. D. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. **Freshwater biology**, v. 41, n. 2, p. 333-345, 1999.

CADOTTE, MARC W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. **Ecology Letters**, 989-996. 2017.

CALAÇA, ANALICE MARIA, AND CARLOS EDUARDO VIVEIROS GRELLE. Diversidade funcional de comunidades: Discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. **Oecologia Australis**, 401-416. 2016.

CALOW, P. Towards a definition of functional ecology. **Functional Ecology**, v. 1, n. 1, p. 57-61, 1987.

CIANCIARUSO, M.V. et al. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**, v. 90, n. 1, p. 81-89, 2009.

CODY, M.L. Towards a theory of continental species diversities. **Ecology and evolution of communities**, p. 214-257, 1975.

CORNELL, H. V.; LAWTON, J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, p. 1-12, 1992.

COWARDIN, L. M. et al. **Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States**. US Department of the Interior, US Fish and Wildlife Service, 1979.

CRIST, T.O.; VEECH, J.A.; GERING, J.C.; SUMMERVILLE, K.S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734-743, 2003.

CROWNS, J. E. et al. Multivariate pattern analysis of wetland invertebrate communities and environmental variables in Western Australia. **Austral Ecology**, v. 17, n. 3, p. 275-288, 1992.

CULP, J. M.; ARMANINI, D. G.; DUNBAR, M. J.; ORLOFSKE, J. M.; POFF, N. L.; POLLARD, A. I.; YATES, A. G. & HOSE, G. C. Incorporating traits in aquatic biomonitoring to enhance causal diagnosis and prediction. **Integrated environmental assessment and management**, v. 7 (2), p. 187-197, 2011.

CUMMINS, K.W. Trophic relations of aquatic insects. **Annual review of entomology**, v. 18, n. 1, p. 183-206, 1973.

DE SZALAY, F. A.; RESH, V. H. Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. **Freshwater Biology**, v. 45, n. 3, p. 295-308, 2000.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of vegetation science**, v. 8, n. 4, p. 463-474, 1997.

DOLBETH, M. et al. Anthropogenic and natural disturbance effects on a macrobenthic estuarine community over a 10-year period. **Marine Pollution Bulletin**, v. 54, n. 5, p. 576-585, 2007.

DOLEDEC, S.; STATZNER, B. & BOURNARD, M. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. **Freshwater Biology**, v. 42 (4), p. 737-758, 1999.

DOLÉDEC S.; PHILLIPS, N. & TOWNSEND, C. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. **Freshwater Biology**, v. 56, p. 1670-1688, 2011.

DUGAN, P. Wetlands in danger: a world conservation atlas. 1993.

DUKES, J. S.; MOONEY, H. A. Disruption of ecosystem processes in western North

America by invasive species. **Revista chilena de historia natural**, v. 77, n. 3, p. 411-437, 2004.

DUKES, Jeffrey S. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 563-568, 2001.

ESTEVEVES, F. A. Fundamentos de limnologia. In: **Fundamentos de limnologia**. Interciência/Finep, 1988.

FINN, DEBRA S., et al. Spatial population genetic structure and limited dispersal in a Rocky Mountain alpine stream insect. **Molecular Ecology**, 3553-3566.2006.

GAGIC, VESNA, ET AL. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. 282.1801, 2015.

GASTON, K. J. et al. Abundance–occupancy relationships. **Journal of Applied Ecology**, v. 37, n. s1, p. 39-59, 2000.

GETZNER, M.; JUNGMEIER, M. Conservation policy and the regional economy: the regional economic impact of Natura 2000 conservation sites in Austria. **Journal for Nature Conservation**, v. 10, n. 1, p. 25-34, 2002.

GHERMANDI, A. et al. Model-based assessment of shading effect by riparian vegetation on river water quality. **ecological engineering**, v. 35, n. 1, p. 92-104, 2009.

GIANUCA A. T., DECLERCK, S. A. J., LEMMENS P. & DE MEESTER L. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of b diversity. **Ecology** 98, 525–533.2017.

GILLER, P. et al. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. **Oikos**, v. 104, n. 3, p. 423-436, 2004.

GRAHAM, C. H.; FINE, P.A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology letters**, v. 11, n. 12, p. 1265-1277, 2008.

HARRISON, S.; ROSS, S. J.; LAWTON, J. H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. **Journal of Animal ecology**, p. 151-158, 1992.

HEINO, J. SCHMERA, D.; ERŐS, T. A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. **Freshwater Biology**, v. 58, n. 8, p. 1539-1555, 2015.

HEINO, J. Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. **Limnology and Oceanography**, v. 53, n. 4, p. 1446-1455, 2008.

HEINO, J. LOUHI, P.; MUOTKA, T. Identifying the scales of variability in stream

macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure. **Freshwater Biology**, vol. 49, p. 1230–1239, 2004.

HEINO, J. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. **Hydrobiologia**, v. 418, n. 1, p. 229-242, 2000.

HEINO J. & KIMMO T. TOLONEN. Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. **Limnology and Oceanography** 62 (6), 2431-2444. 2017.

HEY, D. L.; PHILIPPI, N. S. Flood reduction through wetland restoration: the Upper Mississippi River Basin as a case history. **Restoration Ecology**, v. 3, n. 1, p. 4-17, 1995.

HILL M. J., HEINO J., THORNHILL I., RYVES D. B. & WOOD, P. J. Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. **Oikos** 126, 1575–1585, 2017.

HILDREW, A. G.; GILLER, P. S. Patchiness, species interactions and disturbance in the stream benthos. 1994.

HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological monographs**, v. 75, n. 1, p. 3-35, 2005.

HOOPER, J.B.; MCCOY, J. D.; CURRO, J. G. Density functional theory of simple polymers in a slit pore. I. Theory and efficient algorithm. **The Journal of Chemical Physics**, v. 112, n. 6, p. 3090-3093, 2000.

HUBBELL, S.P.; ETIENNE, R. S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 7, p. 340-348, 2011.

HUSTON, M.A. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. **Oikos**, p. 393-401, 1999.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (2004) Mapa de Biomas do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro.

JACOBS, A. D. Delaware Rapid Assessment Procedure, Version 1.2. Delaware Department of Natural Resources and Environmental Control. 2009.

JOHANSSON, F.; SUHLING, F. Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. **Ecological Entomology**, v. 29, p. 196–202, 2004.

JUNK, W. J. et al. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 5-22, 2014.

KEDDY, P. A. A pragmatic approach to functional ecology. **Functional Ecology**, v. 6, n. 6, p. 621-626, 1992.

KINZIG, A. P.; PACALA, S.W.; TILMAN, David (Ed.). **The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions**. Princeton University Press, 2002.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299-305, 2010.

LAMMERT, M.; ALLAN, J. D. Assessing biotic integrity of streams: effects of scale in measuring the influence of land use/cover and habitat structure on fish and macroinvertebrates. **Environmental Management**, v. 23, n. 2, p. 257-270, 1999.

LAMOUREUX, N.; DOLÉDEC, S.; GAYRAUD, S. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 23, n. 3, p. 449-466, 2004.

LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**, p. 5-13, 1996.

LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324-1334, 2014.

LEIBOLD, MATHEW A., et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters** 7.7: 601-613. 2004.

LI; ZHENG, B.; LIU, L. Biomonitoring and bioindicators used for river ecosystems: definitions, approaches and trends. **Procedia environmental sciences**, v. 2, p. 1510-1524, 2010.

LIGEIRO R.; MELO, A.S.; CALLISTO, M. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 2, p. 424-435, 2010.

LOPES, P. M.; CALIMAN, A. A contribuição de ecossistemas lênticos para o entendimento da importância de processos regionais e locais sobre padrões geográficos de biodiversidade. **Publicação Da Sociedade Brasileira De Limnologia**, 2008.

LOPES V.G., BRANCO C. W. C., KOZLOWSKY-SUZUKI B. & BINI L. M. Zooplankton temporal beta diversity along the longitudinal axis of a tropical reservoir. **Limnology** 20(1), 121-130. 2019

LOREAU, M. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. **science**, v. 294, n. 5543, p. 804-808, 2001.

MALTCHIK, L. et al. Wetlands of Rio Grande do Sul, Brazil: a classification with emphasis on plant communities. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 16, n. 2, p. 137-151, 2004.

MALTCHIK, L. Three new wetlands inventories in Brazil. **Interciencia**, v. 28, n. 7, p. 421-423, 2003.

MASON, N. WH et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112-118, 2005.

MAYFIELD, M. M. et al. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 4, p. 423-431, 2010.

MC CONIGLEY, Cormac et al. The vegetation communities of unmanaged aquatic buffer zones within conifer plantations in Ireland. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 59-66, 2015.

McGILL, B.J.; ENQUIST, B.J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 178–185, 2006.

MEYNARD, C. N. et al. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France?. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 893-903, 2011.

MINSHALL, G. W. Stream ecosystem theory: a global perspective. **Journal of the North American benthological society**, v. 7, n. 4, p. 263-288, 1988.

MITSCH, W. J.; GOSSELINK, J. G. Wetlands. John Wiley and Sons, Nova York, EUA, 2000.

MITTELBACH, G. G. et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, v. 10, n. 4, p. 315-331, 2007.

MMA (Ministério Do Meio Ambiente). **Biodiversidade aquática: Sítios Ramsar Brasileiros**. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biodiversidade/biodiversidadeaquatica/comfsfglossary/zonasu%20midasconvecao-de-ramsar/s%C3%ADios-ramsarbrasileiros>. Acesso em 20.06.2019.

MONDY, C. P.; MUÑOZ, I. & DOLÉDEC, S. Life-history strategies constrain invertebrate community tolerance to multiple stressors: A case study in the Ebro basin. **Science of the Total Environment**, v. 572, p. 196-206, 2016.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.

MULHOLLAND, P. J. et al. Effects of climate change on freshwater ecosystems of the

south-eastern United States and the Gulf Coast of Mexico. **Hydrological Processes**, v. 11, n. 8, p. 949-970, 1997.

NAEEM, S. Species redundancy and ecosystem reliability. **Conservation biology**, v. 12, n. 1, p. 39-45, 1998.

NEKOLA, J. C.; WHITE, P.S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 867-878, 1999.

NUNES, M. H. et al. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em fragmentos de Floresta Aluvial no sul de Minas Gerais, Brasil. **FLORESTA**, v. 46, n. 1, p. 57-66, 2016.

OERTLI, Beat et al. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. **Biological conservation**, v. 104, n. 1, p. 59-70, 2002.

PAIJMANS, KEES, et al. Aspects of Australian wetlands. 1985.

PAZ, Aline et al. Efetividade de áreas protegidas (APs) na conservação da qualidade das águas e biodiversidade aquática em sub-bacias de referência no rio das Velhas (MG). **Neotropical Biology and Conservation**, v. 3, n. 3, p. 149-158, 2008.

PEARSON, R.G.; BOYERO, L. Gradients in regional diversity of freshwater taxa. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 28, n. 2, p. 504-514, 2009.

PETCHEY, O. L. et al. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, n. 5, p. 977-985, 2007.

PETCHEY, O. L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PETCHEY, O. L.; HECTOR, Andy; GASTON, Kevin J. How do different measures of functional diversity perform?. **Ecology**, v. 85, n. 3, p. 847-857, 2007.

PILLAR, V.D. et al. Functional redundancy and stability in plant communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 963-974, 2013.

PINNA, M. et al. The usefulness of large body-size macroinvertebrates in the rapid ecological assessment of Mediterranean lagoons. **Ecological Indicators**, v. 29, p. 48-61, 2013.

PIRES M. M., STENERT C. & MALTCHIK L. Drivers of beta diversity of Odonata along a forest–grassland transition in southern Brazilian coastal ponds. **Freshwater Science** 37(2), 357-366. 2018.

POFF, N.L et al. Sustainable water management under future uncertainty with eco-engineering decision scaling. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 1, p. 25, 2015.

POFF, N. L. et al. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 25, n. 4, p. 730-755, 2017.

POFF, N.L. Landscape variables and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 16, p. 391–409, 1997.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E.; WHITE, P. S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. **Ecology Letters**, v. 8, n. 1, p. 15-22, 2005.

RAMSAR CONVENTION (RAMSAR CONVENTION SECRETARIAT). The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar; Iran; 1971). Ramsar Convention Secretariat, Suíça, 2013.

RICHTER, K. O. Macroinvertebrate distribution, abundance, and habitat use. **Wetlands and Urbanization: Implications for the Future**. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, p. 97-141, 2000.

ROQUE, F. O. et al. Ecologia de macroinvertebrados, peixes e vegetação ripária de um córrego de primeira ordem em região de cerrado do Estado de São Paulo (São Carlos, SP). **Ecotonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos**. São Carlos, SP, Brazil: Rima Editora, p. 313-338, 2003.

ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, v. 98, n. 1, p. 156-162, 2002.

RYAN, D. K.; YEARSLEY, J. M.; KELLY-QUINN, M. Quantifying the effect of semi-natural riparian cover on stream temperatures: implications for salmonid habitat management. **Fisheries Management and Ecology**, v. 20, n. 6, p. 494-507, 2013.

SARKAR, S.; MARGULES, C. Operationalizing biodiversity for conservation planning. **Journal of biosciences**, v. 27, n. 4, p. 299-308, 2002.

SAUNDERS, D. L.; MEEUWIG, J. J.; VINCENT, A. C. J. Freshwater protected areas: strategies for conservation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 1, p. 30-41, 2002.

SHEWAYE D. Wetlands and Management Aspects in Ethiopia Situation Analysis An overview in Proceedings of the National Stakeholders' Workshop on Creating National Commitment for Wetland Policy and Strategy Development in Ethiopia Shimeles Sima and Geremew G/Selassie (eds); EWNRA. A.A. Ethiopia. 2008.

SI, X.; BASELGA, A.; DING, P. Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. **PLoS One**, v. 10, n. 5, p. e0127692, 2016.

- SOUTHWOOD, THOMAS RE. Habitat, the templet for ecological strategies? **Journal of animal ecology**, 337-365. 1977.
- SMITH, H.; WOOD, P. J.; GUNN, John. The influence of habitat structure and flow permanence on invertebrate communities in karst spring systems. **Hydrobiologia**, v. 510, n. 1, p. 53-66, 2003.
- STATZNER, B.; HILDREW, A.G.; RESH, V. H. Species traits and environmental constraints: entomological research and the history of ecological theory. **Annual Review of Entomology**, v. 46, n. 1, p. 291-316, 2001.
- STATZNER, BERNHARD, NÚRIA BONADA, AND SYLVAIN DOLÉDEC. Conservation of taxonomic and biological trait diversity of European stream macroinvertebrate communities: a case for a collective public database. **Biodiversity and conservation in Europe**. Springer, Dordrecht, 367-390. 2007.
- STATZNER, BERNHARD, AND LEAH A. BECHE. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems?. **Freshwater Biology**, 80-119. 2010.
- STENDERA, S.E.S.; JOHNSON, R.K. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple scales. **Freshwater Biology**, vol. 50, p. 1360–1375, 2005.
- STENERT, C. et al. Environmental predictors of macroinvertebrate communities in coastal wetlands of southern Brazil. **Marine and Freshwater Research**, v. 59, n. 6, p. 540-548, 2008.
- STENERT, C.; MALTCHIK, L. Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. **Marine and Freshwater Research**, v. 58, n. 11, p. 993-1001, 2007.
- STENERT, C; SANTOS, E. M.; MALTCHIK, L. Levantamento da diversidade de macroinvertebrados em áreas úmidas do Rio Grande do Sul (Brasil). **Acta Biologica Leopoldensia**, vol. 26, n. 2, p. 225-240, 2004.
- STRECKER, A. L. et al. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. **Ecological Applications**, v. 21, n. 8, p. 3002-3013, 2011.
- SURIANO, M. T.; FONSECA-GESSNER, A. A. Chironomidae (Diptera) larvae in streams of Parque Estadual de Campos do Jordão, São Paulo State, Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v.16, n.2, p.129–136, 2004.
- SUURKUUKKA, H.; MEISSNER, K. K.; MUOTKA, T. Species turnover in lake littorals: spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity and community composition. **Diversity and distributions**, v. 18, n. 9, p. 931-941, 2012.

SWEENEY, B. W. et al. Climate change and the life histories and biogeography of aquatic insects in eastern North America. **Global climate change and freshwater ecosystems**, p. 143-176, 1992.

TACHET, H. et al. **Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie**. Paris: CNRS editions, 2010.

TARNOCAI, C. et al. The Canadian wetland classification system. **Wetlands of Canada, Ecological land classification series**, v. 24, p. 413-427, 1988.

TARR, T. L.; BABER, M. J.; BABBITT, K. J. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. **Wetlands Ecology and Management**, v. 13, n. 3, p. 321-334, 2005.

TAYLOR, A. R. D.; HOWARD, G. W.; BEGG, G. W. Developing wetland inventories in southern Africa: A review. **Vegetatio**, v. 118, n. 1-2, p. 57-79, 1995.

TEFERI, E. et al. The use of remote sensing to quantify wetland loss in the Choke Mountain range, Upper Blue Nile basin, Ethiopia. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 14, n. 12, p. 2415, 2010.

THORP, J. H.; COVICH, A. P. (Ed.). **Ecology and classification of North American freshwater invertebrates**. Academic press, 2009.

TILMAN, D. et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300-1302, 2001.

TOWNSEND, C. R.; HILDREW, A. G. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. **Freshwater biology**, v. 31, n. 3, p. 265-275, 1994.

TUCKER, Caroline M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 698-715, 2017.

ULRICH, W.; GOTELLI, N. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. **Oikos**, v. 116, n. 12, p. 2053-2061, 2007.

USSEGLIO-POLATERA, P. et al. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. **Freshwater Biology**, v. 43, n. 2, p. 175-205, 2000.

VANNOTE, R. L. et al. The river continuum concept Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 130–137. **CrossRef Google Scholar**, 1980.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

VERBERK, W. C. E. P.; VAN NOORDWIJK, C. G. E. & HILDREW, A. G. **Delivering on**

a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. 2013.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W.H; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.

VINSON, M.R.; HAWKINS, C.P. Biodiversity of stream insects: Variation at Local, Basin, and Regional Scales. **Annual Review of Entomology**, v. 43, p. 271-93, 1998.

WALDBUSSER, G. G. et al. The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. **Limnology and Oceanography**, v. 49, n. 5, p. 1482-1492, 2004.

WALLACE, H. L.; GOOD, J. E. G. Effects of afforestation on upland plant communities and implications for vegetation management. **Forest Ecology and Management**, v. 79, n. 1, p. 29-46, 1995.

WARD, J. V.; ZIMMERMANN, H. J.; CLINE, L. D. 9C. Lotic zoobenthos of the Colorado system. **The ecology of river systems**, v. 60, p. 403, 1986.

WEATHERHEAD, M. A.; JAMES, M. R. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. **Hydrobiologia**, v. 462, n. 1, p. 115-129, 2001.

WEIGEL, B. M. Development of stream macroinvertebrate models that predict watershed and local stressors in Wisconsin. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 22, n. 1, p. 123-142, 2003.

WILLIG, M.R.; KAUFMAN, D.M.; STEVENS, R.D. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 273–309, 2003.

WILSON, E. O. et al. The current state of biological diversity. **Biodiversity**, v. 521, n. 1, p. 3-18, 1988.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, p. 279–338, 1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, v. 21, p. 213-251, 1972.

WORSFOLD, N. T.; WARREN, P. H.; PETCHEY, O. L. Context-dependent effects of predator removal from experimental microcosm communities. **Oikos**, v. 118, n. 9, p. 1319-1326, 2009.

WRIGHT, J. P.; NAEEM, S.; HECTOR, A.; LEHMAN, C.; REICH, P. B.; SCHMID, B. &

TILMAN, D. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. **Ecology Letters**, v. 9, p.111-120, 2006.

ZALIDIS, G.C.; MANTZAVELAS, A.L. Inventory of Greek wetlands as natural resources. **Wetlands**, v. 16, n. 4, p. 548-556, 1996.

4 CAPÍTULOS

4.1 Capítulo 01

The role of environmental and spatial factors on the beta diversity of aquatic macroinvertebrate communities in intermittent ponds

Running head: Beta diversity of pond macroinvertebrates

Author details:

Roberta Cozer Bacca¹, Mateus Marques Pires¹, Cristina Stenert¹ and Leonardo Maltchik¹

¹ *Laboratory of Ecology and Conservation of Aquatic Ecosystems, UNISINOS University, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brazil*

Correspondence: Leonardo Maltchik (E-mail: maltchik@unisinis.br)

Laboratory of Ecology and Conservation of Aquatic Ecosystems, UNISINOS University, 950 Unisinis av., Postal Code 93022-750; São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brazil; phone number: +55 51-3590-8477; fax: +55-51-3590-8122

Abstract Macroinvertebrate composition in ponds is assembled by processes operating at multiple scales. Investigating the effects of local and regional environmental factors and geographic distances on beta diversity can inform on the importance of assembly processes. However, macroinvertebrates with different dispersal modes (such as insects and non insects) can be differently affected by assembly processes. We evaluated the relationship of local environmental factors (habitat structure; water chemistry), climate and geographic distances with the beta diversity (and their nestedness and turnover components) of macroinvertebrate communities in southern Brazilian intermittent ponds. We also separately evaluated the relationships of active- (insects) and passive-dispersing (non-insect) invertebrates. The contribution of the turnover component to beta diversity was higher than nestedness, although this pattern differed between insect and non insects. Dissimilarity in local factors (habitat structure) alone was correlated with beta diversity of macroinvertebrate community. However, different factors were correlated with beta diversity of insect and non-insect taxa; water chemistry was correlated with the Sorensen component, and habitat structure, with the turnover component in insects; habitat structure factors were correlated with the Sorensen and the nestedness components of non insects. Our study evidenced that environmental differences (rather than geographic distances between ponds) predominated in assembling the metacommunity structure of macroinvertebrates. Additionally, the varying contributions of the turnover and nestedness components to beta diversity between insects and non insects (and their distinct relationships with water chemistry and habitat structure) indicate that the influence of local environmental factors on macroinvertebrates depends on their dispersal mode.

Keywords: active-dispersing invertebrates, aquatic invertebrates, metacommunity, passive-dispersing invertebrates, turnover

Introduction

The variation in species composition among local biological communities (beta diversity, Whittaker 1960, 1972) is determined by a combination of processes related to abiotic factors, biotic interactions and dispersal limitation (Anderson *et al.* 2006). Two main paradigms have been proposed to explain the changes in local species composition: species sorting and dispersal limitation processes (Leibold *et al.* 2004; Holyoak *et al.* 2005; Logue *et al.* 2011; Winegardner *et al.* 2012; Heino *et al.* 2015a). The species sorting view is builded on the role of processes related to niche-based aspects of species, such as the differences in their ecological requirements and biotic interactions (Cottenie 2005). According to this view, the environmental differences among sites (e.g. heterogeneity in habitat structure, climatic conditions) can be accounted for structuring local communities (Winegardner *et al.* 2012; Heino *et al.* 2015a). On the other hand, local communities are also connected by dispersal (metacommunity, Holyoak *et al.* 2005; Leibold *et al.* 2004), and changes in species composition along geographic gradients indicate that limited dispersal is also critical in the structure of local communities (Declerck *et al.* 2011; De Bie *et al.* 2012).

In this sense, one of the most well-known spatial patterns of changes in community composition is the increased dissimilarity with geographical distance (Nekola & White 1999). However, the spatial extent of the study area can affect the observed influence of local (e.g. habitat heterogeneity) and regional (e.g. climate) factors. This is because as geographical distance increases, the importance of regional factors such as climate, hydrography and geomorphology also become more significant (Shurin *et al.* 2000; Cottenie *et al.* 2003; Crist *et al.* 2003; Stendera & Johnson 2005; Vellend 2010). In this sense, more isolated and distant sites could harbor distinct compositions (i.e. high beta diversity) due to

either lower environmental similarity between habitats (Heino *et al.* 2015b) and or stochastic effects related to the dynamics of dispersal and colonization processes (Jeffries 1988). In this sense, the roles of regional factors and dispersal limitation is assumed to increase with increasing spatial extension (Declerck *et al.* 2011; De Bie *et al.* 2012; Heino 2013a).

Several authors have shown that beta diversity patterns are influenced by both processes (species sorting and dispersal limitation) under different dynamics (Heino, Melo & Siqueira *et al.* 2015; Brown *et al.* 2017), as the relative importance of each process can differ both spatially and temporally operate at multiple spatial scales (Barton *et al.* 2013; Heino *et al.* 2015b) Thus, beta diversity can be influenced by both local and regional factors (Leibold *et al.* 2004; Winegardner *et al.* 2012; Heino *et al.* 2015). Studies that analyse and attempt to disentangle the influence of local and regional factors on local composition have increased in recent years (Grönroos *et al.* 2013; Brendonck *et al.* 2014; Heino *et al.* 2015a; Tonkin *et al.* 2016; Gianuca *et al.* 2017; Knauth *et al.* 2019). Previous data from freshwater ecosystems have shown that local environmental heterogeneity and geographical distance jointly determine the beta diversity of many taxa (Viana *et al.* 2016; Heino & Tolonen 2017; Pires *et al.* 2018; Braghin *et al.* 2018; Lopes *et al.* 2019; Perbiche-Neves *et al.* 2019). However, beta diversity patterns and the contribution of each factor (local or regional) may vary according to the focal organism, ecosystem type and dispersal mode (Alahuhta & Heino 2013; Heino *et al.* 2015a; Tonkin *et al.* 2016; Hill *et al.* 2017; Pires *et al.* 2018). Dispersal mode can affect the observed importance of local and regional factors on beta diversity (Heino *et al.* 2015a). Organisms with higher dispersal ability (e.g. active-dispersing taxa) can homogenize the composition of local communities due to increased dispersal rates and thus override environmental heterogeneity and be less affected (or not) by local factors; in turn, dispersal-limited taxa such as passive-dispersing organisms should be jointly affected

by environmental and spatial predictors (Grönroos *et al.* 2013; Heino *et al.* 2015c; Tonkin *et al.* 2016; Gianuca *et al.* 2017).

In addition, beta diversity can be partitioned into turnover and nestedness components (Baselga 2010). While the nestedness component indicates the degree to which the changes in composition are due to the difference in number of species between sites, the turnover component indicates the degree of species replacement (Baselga 2010, 2012). Both processes (species loss or replacement among communities) can be determined by environmental gradients or dispersal limitation (Qian *et al.* 2005; Ulrich & Gotelli 2007; Si *et al.* 2015; Nunes *et al.* 2016). Furthermore, the contribution of the nestedness and turnover components may vary across taxonomic groups (Baselga 2010; Louzada *et al.* 2010; Tonkin *et al.* 2016). Thus, modelling beta diversity components along spatial and environmental gradients can provide a deeper understanding of the importance of the ecological processes structuring local communities (Tonkin *et al.* 2016; Gianuca *et al.* 2017; Hill *et al.* 2017; Soininen *et al.* 2018).

The aquatic macroinvertebrate community is an important component of pond ecosystems (Batzer *et al.* 2013). The influence of local (e.g. water physicochemical parameters) and regional (e.g. climate) on the composition of pond macroinvertebrates has been demonstrated by many authors (Paukert & Willis 2003; Stenert & Maltchik 2007; Batzer *et al.* 2004; Stenert *et al.* 2008; Heino 2009; Al-Shami *et al.* 2013). Several authors have related the greater contribution of the replacement component in macroinvertebrate communities to local environmental factors (e.g. substrate, water chemical characteristics, habitat conditions) and habitat heterogeneity (Wellborn *et al.* 1996; Florencio *et al.* 2014, Heino *et al.* 2015; Heino & Tolonen 2017). Several differences occur among macroinvertebrate taxonomic groups with respect to biological traits related to dispersal mode (active and passive), body size, and

metabolic rates (Bilton *et al.* 2001). Such differences make these organism good models for the assessment of the relative contribution of dispersal limitation and species sorting processes as well as the effects of local and regional factors on patterns of beta diversity. While generalist taxa and active dispersers such as Coleoptera were found to be more influenced by regional environmental factors (Bonn 2002) and less affected by local ones (Poff 1997; Heino *et al.* 2003; Van De Meutter *et al.* 2007; Vanschoenwinkel *et al.* 2007; De Bie *et al.* 2012; Heino 2013a; Tonkin *et al.* 2014b), passive-dispersing macroinvertebrates were found to be controlled by local environmental factors (Van De Meutter *et al.* 2007; Vanschoenwinkel *et al.* 2007; De Bie *et al.* 2012; Heino 2013a; Heino *et al.* 2017).

Recent studies have found higher importance of local than regional factors in explaining the beta diversity of macroinvertebrate communities in lentic ecosystems, mainly due to the predominance of deterministic mechanisms (Cottenie 2005; Thornhill *et al.* 2017; Heino & Tolonen 2017). However, the influence of local and regional factors in temporary ponds remains little comprehended. Previous studies have suggested that spatial processes in temporary habitats may be more important for passive dispersal groups (e.g. submerged macrophytes and zooplankton) (Declerck *et al.* 2011; De Bie *et al.* 2012; Trindade *et al.* 2018; Bertuzzi *et al.* 2019), since few species are able to reach and establish at certain habitats (Heino *et al.* 2015b).

In this study, we evaluated beta diversity patterns (and the relative contribution of the nestedness and turnover components) in aquatic macroinvertebrate communities inhabiting intermittent ponds in southern Brazil. Our main goal was to investigate the contributions of spatial and of local and regional environmental factors in the assembly of their communities. For this purpose, we evaluated the relationship between the beta diversity of aquatic

macroinvertebrates communities and the dissimilarities in water quality and habitat structure (local environmental factors), climate (regional environmental factors) and geographic distances (spatial factors) among ponds in the study region. Assuming that macroinvertebrate taxa have good dispersal ability and that their composition is both influenced by local (i.e. site level) and regional (climate) environmental factors, we first hypothesized that beta diversity of macroinvertebrates will be primarily structured by environmental factors (climate and local factors), expecting that (1) the turnover component would predominate in structuring macroinvertebrate beta diversity. We also took into account the possible role of dispersal mode on the observed patterns of beta diversity. In this sense, we expanded our expectations and hypothesized that the influence of environmental factors (i.e. local variables and climate) and geographic distances on beta diversity would differ between groups with active and passive dispersal; specifically, we expected that (2) passive-dispersing (non-insect) taxa would be more strongly structured by geographic distances, and active-dispersing taxa (insects), by local environmental factors (e.g. habitat structure and water chemistry).

Materials and methods

Study region

The samplings were conducted in the Coastal Plain (*Planície Costeira*), a lowland region (altitudes below 20 m a.s.l.) with sandy geomorphology (Villwock & Tomazelli 2006) running along ~640 km (~80 km wide) in southernmost Brazil (states of Rio Grande do Sul and Santa Catarina; Fig. 1). Across its extension, the climate in the Coastal Plain ranges from subhumid subtropical in the north to humid temperate subtropical in the south (Maluf 2000). The annual rainfall ranges from 1000 to 1500 mm, and the average annual temperature, from

12 to 22° C (Villwock & Tomazelli 2006). The original vegetation types in the region include evergreen (ombrophilous) forests occurring in the northern region (state of Santa Catarina) and coastal *restinga* (scrub-like vegetation and white-sand forests) occurring in the south (most part of the state of Rio Grande do Sul) (Leão *et al.* 2014). The landscape of the Coastal Plain is also marked by the elevated occurrence of small temporary wetland ecosystems (Maltchik *et al.* 2003).

Sampling design and macroinvertebrate collection

Twenty-four intermittent ponds distributed along a latitudinal range (S 27° - 31°) covering ~530 km in the southern Brazilian Coastal Plain were selected for sampling in this study (Fig. 1). Ponds were selected according to the following criteria: low anthropic impact in their surroundings (preferably extensive cattle grazing), natural condition (i.e. man-made farm ponds were not selected for sampling). The selected ponds had average depth of ~0.5 m and their surface flooding areas did not exceed 1 ha. The ponds were distant from other each by ~10 km and their predominant habitat types were characterized by emergent and/or fluctuant vegetation (Pires *et al.* 2018). The occurrence of potential predators (e.g., fish and tadpoles) was recorded in all ponds (Pires *et al.* 2018; Knauth *et al.* 2019).

Aquatic macroinvertebrate collection was carried out in the early spring of 2015 (from September to October; austral season), during the wet phase of the ponds (Bertuzzi *et al.* 2019; Knauth *et al.* 2019). This is also the season that is known to match the peak in the abundance and richness of many aquatic invertebrate taxa in the region (Lima *et al.* 2013). Macroinvertebrates were collected with a frame dip-net (30-cm wide; 250- μ m mesh size). Four subsamples were taken at each pond. Each subsample consisted of three 1-m sweeps in the water performed after kicking the substrate of the littoral zone of the ponds. The collected

material was preserved *in situ* with 10% formalin, and the subsamples were posteriorly pooled into a single sample. In the laboratory, the specimens were collected under stereomicroscope and fixed in 80% ethanol and stored in the collection of the Laboratory of Ecology and Conservation of Aquatic Ecosystems from UNISINOS. Specimens were determined to the lowest taxonomic level (genus level whenever possible) using specialized literature (Brinkhurst & Marchese 1989; Lopreto & Tell 1995; Merrit & Cummins 1996; Fernández & Domingues 2001).

Environmental variables

The influence of the local and climatic environmental variables was assessed on the beta diversity of aquatic macroinvertebrate communities. Local environmental variables were split into two subsets, which had their influence on beta diversity separately analyzed, and are described as follows: (1) *water chemistry*, measured *in situ* with a multiparameter probe (U-50, Horiba Tokyo, Japan), which included: dissolved oxygen (DO; mg/L), electrical conductivity (EC; $\mu\text{S/s}$); pH, total dissolved solids (TDS; mg/L), turbidity (NTU) and water temperature (WT; $^{\circ}\text{C}$).

(2) *habitat structure*, consisted of: (i) structure of the surrounding vegetation which took into account the predominant vegetation type in the perimeter of the ponds, classified into ‘arboreal’ (predominance of trees and closed vegetation) or ‘herbaceous’ (predominance of herbs and grasses); (ii) connectivity, which took into account the occurrence of physical connection of the studied ponds with other waterbodies, classified into ‘connected’ and ‘isolated’; (iii) hydroperiod; based on further evaluations of the variation of the surface flooding area of the same studied ponds within the season (Bertuzzi *et al.* 2019; Knauth *et al.* 2019), posteriorly classified into ‘long’ (ponds that retained up to 80% of their original

area compared to early spring) or ‘short’ (ponds that either dried out or that had their original reduced up to 80% compared to early spring); (iv) pond area (m²), calculated with a GPS (Garmin) after walking the perimeter of the surface flooded area of each pond. The original values of the local environmental variables are given in Table S1.

The climatic characteristics of the study region were represented by the set of bioclimatic variables available at the WorldClim database (Hijmans *et al.* 2005). This database is consisted of a set of 19 global climate layers derived from temperature and precipitation. The raw values of each of the 19 bioclimatic variables were downloaded from the database at the spatial resolution of ~1 km² and obtained for the corresponding geographic location of each pond (latitude-longitude, decimal degrees). The information available for the period between 1960 and 1990 (first version) was extracted for the analytical procedures. The original values of the bioclimatic variables are given in Table S2.

Explanatory matrices

Dissimilarity matrices were respectively built for each dataset of environmental variables (i.e. subsets of water chemistry, habitat structure and climatic variables) and employed as explanatory variables in this study. For the water chemistry subset, an Euclidean-based dissimilarity matrix derived from the standardized (zero-scaled mean and unit variance) variables was built in view of their quantitative nature. For the habitat structure subset, a Gower-based dissimilarity matrix was built due to the mixed nature of this data (quantitative and qualitative environmental variables).

For the climatic variables, on account of the elevated collinearity among the original set of 19 variables, we undertook the following procedures: we first carried out a principal component analysis (PCA) by correlation to summarize the variation in this dataset and

therefore minimize the effects of collinearity among the original variables. The first four axes of the ordination summarized 97.2% of the variation in the original data, and thus the scores of these four axes were employed as surrogates of the climatic conditions of the study region. In summary, the climate in the study region was characterized by a southward gradient of increasing seasonality in the temperature and decreasing temperature and precipitation. The loadings of each original bioclimatic variable along the four PCA axes retained are given in Table S3. An Euclidean distance-based matrix of the scores of the four first axes of the PCA was used as surrogates of the climate in the data analysis. Finally, a matrix of pairwise geographic (i.e. Euclidean) distances among ponds (in km) was built to account for the spatial variables of interest in this study.

Beta diversity matrices

According to Legendre & De Cáceres (2013), beta diversity can be directly calculated from the total variance in any given dataset, that is, it can directly computed from a dissimilarity matrix. This definition was employed to measure the beta diversity of aquatic macroinvertebrate communities in this study, based on a presence-absence matrix of aquatic macroinvertebrate taxa per pond Beta diversity was calculated with the Sorensen pairwise dissimilarity coefficient (β_{sor}) using the Baselga-based family decomposition index. Afterwards, the β_{sor} matrix was decomposed into turnover (β_{sim}) and nestedness-resultant (β_{nes}) components (Legendre 2014). Aside from the calculation of beta diversity for the ‘full’ composition (i.e. all macroinvertebrate taxa), we built beta diversity matrices for the subsets of active- (insects) and passive-dispersing taxa (molluscs, Turbellaria, Crustaceans, etc.) recorded. Overall, we built nine response matrices (Step 1 in Fig. S1).

Influence of environmental variables and geographic distances on macroinvertebrate beta diversity

The following statistical steps were undertaken to test the influence of local and climate environmental variables as well as of geographic distances on the beta diversity (and its turnover and nestedness components) of aquatic macroinvertebrate communities.

1) investigations on the occurrence of spatial autocorrelation in the local and climate environmental variables were carried out prior to the main analyses. To achieve this goal, simple Mantel correlation tests (999 permutations) were ran between the pairwise geographic distance matrix among ponds and each of the explanatory matrices (water chemistry, habitat structure and PCA scores). A significant correlation was detected only between the dissimilarity in the PCA scores and the geographic distance matrix and (Mantel $r = 0.7$; $P < 0.05$), evidencing spatial autocorrelation in the climatic conditions of the study region.

2) the influence of the local environmental variables on macroinvertebrate beta diversity was assessed with two approaches: (i) first, simple Mantel tests were ran between the dissimilarity matrices of local environmental variables (water chemistry and habitat structure) and the beta diversity matrices (β_{sor} , β_{sim} and β_{nes}). Second, additional searches were carried out for combination of variables within each subset of explanatory matrices (water chemistry and habitat structure) that best explained the variation in each of the response matrices (β_{sor} , β_{sim} and β_{nes}). This step was undertaken with the bio-env procedure (Clarke & Ainsworth 1993). In brief, this procedure searches for the subset of variables with the highest correlation with each response matrix. In this procedure, the dissimilarity matrix of the community is fixed, whereas the subsets of the environmental variables are used in the calculation of the environmental dissimilarity matrix (Clarke & Ainsworth 1993). A correlation coefficient (Pearson) is calculated between the two matrices

and the best subset of environmental variables identified are then subject to a permutation test for the assessment of their significance. This last step was achieved with Mantel correlation tests (999 permutations) with the pre-selected environmental variables and the beta diversity matrices (β_{sor} , β_{sim} and β_{nes}).

3) On account of the spatial autocorrelation detected between the dissimilarity matrix of the PCA scores and the geographic distances, the influence of the two explanatory matrices on the beta diversity was tested using a two-step approach. First, simple Mantel correlation tests (999 permutations) were ran between β_{sor} , β_{sim} and β_{nes} and each of the explanatory matrices (dissimilarity of the PCA scores and geographic distances). Second, partial Mantel tests were carried out to test the effect of climate (PCA scores) taking into account the effect of geographic distances; and another test was carried out for the effect of geographic distances taking into account the effect of climate (PCA scores). These procedures were repeated for the beta diversity matrices of the full composition of aquatic macroinvertebrates, and separately for the subsets of active- and passive-dispersing taxa. All analyses were ran in the statistical environment R version 3.5.1 (R Core Team 2018). All beta diversity matrices were computed with the *beta.div.comp* function of the *adespatial* package (Dray *et al.* 2017). The bio-env procedures and the Mantel (and partial) tests were conducted with the functions *bioenv*, *mantel* and *partial.mantel* of the *vegan* package, respectively (Oksanen *et al.* 2018). The full workflow of the undertaken analytical procedures is given in Fig. S1.

Results

Overall, 50776 aquatic macroinvertebrate specimens from 80 taxa were collected in the studied ponds. The majority of the pool of taxa was represented by aquatic insects, which comprised ~60% of the total number of collected specimens and 85% of the total number of

taxa (68 taxa). Chironomidae (Diptera) was the dominant taxa in the study region (~30% of the total abundance), followed by *Callibaetis* (Navás 1924) (Ephemeroptera, Baetidae) (~11%). Coleoptera was the richest order among insects (31 genera). Among the non-insects, Oligochaeta was the dominant taxa (7531 specimens; ~15% of the total abundance), followed by *Biomphalaria* (Preston, 1910) (Mollusca; 3433 specimens) and *Hyaella* (S. I. Smith 1874) (Crustacea, Dogielinotidae; 3126 specimens) (Table S4).

Beta diversity

For the total fauna, the observed overall beta diversity (β_{sor}) in the study region was 0.189. The contribution of the turnover component was higher than nestedness ($\beta_{sim} = 0.151$ (~80%); $\beta_{nes} = 0.038$ (~20%)). For the subset of insect taxa, β_{sor} was 0.199, and the contribution of the turnover component was also higher than nestedness ($\beta_{sim} = 0.157$ (~79%); $\beta_{nes} = 0.042$ (~21%)). For the subset of non-insect taxa, β_{sor} was 0.159, although the contribution of the turnover component was lower than nestedness ($\beta_{sim} = 0.058$ (~37%); $\beta_{nes} = 0.101$ (~63%)).

Influence of environmental variables and geographic distances on macroinvertebrate beta diversity

Concerning the relationships of local environmental variables with the total macroinvertebrate community, no significant correlations between the full subsets of water chemistry and habitat structure variables and macroinvertebrate β_{sor} (or its components β_{sim} and β_{nes}) were detected by Mantel tests ($P > 0.05$). A significant correlation ($P < 0.05$) was detected by the bio-env procedure between pond area and β_{nes} (Table 1).

Specifically, for the subset of insect taxa, the full subsets of water chemistry and habitat

structure variables were not significantly correlated with β_{sor} (or its components β_{sim} and β_{nes}), according to the Mantel tests ($P > 0.05$). Significant correlations ($P < 0.05$) were detected by the bio-env procedure between a subset comprised by water temperature + total dissolved solids and β_{sor} ; and between β_{sim} and a subset of area, connectivity, hydroperiod and surrounding vegetation structure and (Table 1).

Concerning the subset of non-insect taxa, no significant correlations were detected (neither by Mantel tests nor by the bio-env procedures) between the overall water quality subset and β_{sor} (or its components β_{sim} and β_{nes}). Significant correlations were detected by the Mantel test between β_{sor} and the full habitat structure subset ($P > 0.05$). Significant correlations ($P < 0.05$) were detected by the bio-env procedure between the subset pond area + connectivity and β_{sor} ; and between connectivity and β_{nes} (Table 1).

Concerning the relationships of climate environmental variables and geographic distances with beta diversity, no significant correlations of dissimilarity in climate and geographic distances with the beta diversity of the total macroinvertebrate community were detected (neither by Mantel tests nor by the bio-env procedures). No significant correlations were detected (neither by the simple nor by the partial Mantel tests) between the beta diversity (and its components) of the total macroinvertebrate community and dissimilarity in climate or geographic distances. When separately assessed, Mantel and partial Mantel tests showed that the beta diversity (and its components) of the subsets of insect and non-insect taxa were not either significantly correlated with dissimilarity in climate or geographic distances (Table 2).

Discussion

In this study, local environmental factors (rather than climate or geographic distances) were

significantly correlated with the overall dissimilarity of macroinvertebrate composition in coastal intermittent ponds from southern Brazil. Specifically, habitat structure (connectivity, hydroperiod, pond area and vegetation structure) and water chemistry were the factors correlated with the beta diversity (as well as the nestedness and turnover components) of aquatic macroinvertebrate communities. An extensive review of metacommunity structure patterns in freshwater ecosystems suggested that species sorting (niche-based) processes predominate in assembling local communities compared to dispersal limitation (Heino *et al.* 2015b). In this sense, explanatory variables related to environmental conditions (e.g. habitat structure, abiotic factors, etc.) are generally regarded as proxies of species sorting processes (Soininen 2014). Our results are initially in line with this general expectation, as they indicate a greater contribution of local environmental factors (proxies of species sorting processes) in temporary ponds. In summary, this study suggested that the changes in the composition of macroinvertebrate communities were mainly determined by species sorting processes in the study region, thus corroborating the main hypothesis.

Although several studies have reported environmental factors as the major predictors of beta diversity in freshwater ecosystems (Heino *et al.* 2009), the relative importance of spatial and environmental (either local or regional) factors may vary according to the studied ecosystem or focal organism and specificities of the study region (Heino *et al.* 2015c). For instance, local variables were found to be the predominant drivers of the composition in lakes and streams (Grönroos *et al.* 2013; Heino & Soininen 2010; Heino *et al.* 2015a). In temporary pond ecosystems, some authors evidenced that regional (climate) and geographic distances were the most important drivers of the composition of macrophyte and anuran communities in southern Brazilian temporary ponds (Trindade *et al.* 2018; Bertuzzi *et al.* 2019; Knauth *et al.* 2019).

Concerning macroinvertebrates, reviews showed that local and regional variables structure the composition of their communities (Heino *et al.* 2009). In wetlands, local abiotic factors (e.g. such as nutrient concentration and shading) and biotic ones (e.g. habitat complexity, presence of predatory fish) have been found as the primary drivers of macroinvertebrate composition (Gee *et al.* 1997; Fairchild *et al.* 2000; Batzer *et al.* 2004; Jeffries 1988; Scheffer *et al.* 2006; Hassall *et al.* 2011; Florencio *et al.* 2014; Thornhill *et al.* 2017). Climate was also found to be an important predictor of macroinvertebrate composition by others (Ruhí *et al.* 2013, 2014). Few studies have compared the joint contribution of local and regional factors on macroinvertebrate in temporary ponds. In fact, some authors evidenced the overriding role of local factors over regional (e.g. landscape-level) for structuring the local composition of pond macroinvertebrates (Florencio *et al.* 2014; Thornhill *et al.* 2017). In turn, other studies showed that climate and local variables (e.g. hydroperiod) interacted in explaining macroinvertebrate composition (Ruhí *et al.* 2014). Our results are thus in line with the studies that found predominance of local factors. In fact, the role of climate was detected when ‘harsh’ climates were compared to ‘mild’ ones (Ruhí *et al.* 2014). Thus, possibly the variation in the climate in the study region (ranging from subtropical to temperate) was not ‘strong’ enough to elicit significant changes in macroinvertebrate composition.

The contribution of the turnover component to beta diversity was higher than nestedness in the studied ponds. This result indicates that the dissimilarity among ponds was largely driven by variation in taxa identity rather than differences in taxonomic richness (Legendre & De Cáceres 2013; Legendre 2014). Similar results were found in previous studies, which accounted the high degree of species replacement to the large variation in the local environmental conditions of the ponds (Florencio *et al.* 2014; Viana *et al.* 2016; Hill *et al.*

2017). However, neither the overall dissimilarity (β_{sor}) nor the turnover component were correlated with environmental or spatial factors. This result probably reflects the predominance of the ‘elements of chance’ or stochastic processes, as coined by Jeffries (1988) in the structuring of wetland communities. Such possible role of stochasticity could be associated with the seasonal condition of ponds, which hinder all species from reaching and establishing at suitable patches at predictable basis (Heino *et al.* 2015).

In this study, only the nestedness component (rather than the overall dissimilarity and the turnover component) was correlated to local factors, specifically pond area. This result loosely resembles the pattern detected by Florencio *et al.* (2011), in which nested patterns in the composition of macroinvertebrates in Mediterranean ponds were largely influenced by pond area. The nestedness component of beta diversity is a measure of dissimilarity in composition that is accounted for by differences in local richness (Legendre & De Cáceres 2013; Legendre 2014). In this sense, ecosystem size is a key variable that is related to the alpha diversity of macroinvertebrate communities (Vinson & Hawkins 1998; Heino 2009). Larger areas generally comprise higher niche availability, which facilitates the arrival of new individuals (Cottenie *et al.* 2003; Cottenie & De Meester 2004; Viana *et al.* 2016; Hill *et al.* 2017). The correlation of pond area with beta diversity may be related to the greater heterogeneity of wetland habitats. High habitat heterogeneity allows species with diverse niches to occur in different microhabitats within a single wetland (Al-Shami *et al.* 2013), thus affecting the alpha diversity.

The contribution of each component to beta diversity differed between active- (insects) and passive-dispersing taxa (non insects). Turnover had higher contribution than nestedness for insects, while the opposite result was detected for non-insects (nestedness had higher contribution than turnover). These results mostly agree with a recent meta-analysis that

demonstrated the varying contributions of turnover and nestedness according to species dispersal mode (Soininen *et al.* 2018). Particularly, the contribution of turnover was found to be higher in active-dispersing taxa (Soininen *et al.* 2018), and this pattern was already recorded in pond invertebrates (Hill *et al.* 2017). The beta diversity of active- and passive-dispersing taxa was distinctly correlated with local environmental factors. On the other hand, geographic distances did not influence the beta diversity of passive-dispersing taxa, thus not entirely supporting the second hypothesis of the study. Beta diversity of passive-dispersing taxa was expected to be more structured by geographic distances in this study. This is because passive-dispersing invertebrates are expected to be more structured by dispersal limitation (i.e. spatial factors) due to their lower dispersal ability (Bilton *et al.* 2001). In this sense, dispersal limitation has been associated with nestedness in pond taxa (McAbendroth *et al.* 2005), as fewer taxa would be able to colonize ponds farther apart. This pattern was detected by Florencio *et al.* (2014) and Hill *et al.* (2017), which detected higher influence of spatial factors on the beta diversity of passive-dispersing invertebrates. Passive dispersers rely on vectors such as wind and other organisms for colonizing and establishing at sites distant apart (Bilton *et al.* 2001; Vanschoenwinkel *et al.* 2008). In this sense, possibly some environmental characteristics of the study region (the Coastal Plain from southern Brazil) might have favored the dispersal and homogenization of the composition of passive-dispersing organisms and the consequent lack of role of geographic distances on beta diversity. The Coastal Plain is characterized by the occurrence of strong winds and for harboring many waterbird species that can act as dispersal vectors of several passively dispersed taxa (Vanschoenwinkel *et al.* 2008; Silva *et al.* 2018).

Turnover in insects was correlated with water chemistry and habitat structure. Hill *et al.* (2017) also detected higher influence of environmental rather than spatial factors on the beta

diversity of active-dispersing invertebrates in ponds. The predominant role of environmental factors for active-dispersing taxa can be expected in heterogeneous ecosystems, as increased dispersal rates should enhance the role of local environmental conditions in driving changes in local composition (Gianuca *et al.* 2017). Particularly in the case of wetland insects, the roles of water physicochemical variables and habitat conditions (e.g. habitat complexity, presence of predatory fish) in structuring their composition have already been detected by many authors (Batzer *et al.* 2004, 2013; Stenert *et al.* 2008).

The beta diversity and nestedness components of passive-dispersing taxa were respectively correlated with pond area and connectivity. This result corroborates with previous studies that showed that the nestedness component was related to habitat connectivity in lentic ecosystems. A growing number of studies addressed the effects of connectivity on macroinvertebrate communities (Vanschoenwinkel *et al.* 2007; Henriques-Silva *et al.* 2013; Gianuca *et al.* 2017). Lower connectivity can lead to higher isolation and resulting in decreased local richness (Rosset *et al.* 2017), consequently affecting the nestedness component of beta diversity. The role of pond area in structuring macroinvertebrate composition has been reported in several studies (Bronmark 1985; Heino *et al.* 2009; Hill 2017). Some studies have shown that wetland size is correlated with habitat heterogeneity and macrophyte abundance, which in turn lead to more heterogeneous composition among sites (Dibble & Thomaz 2009), thus influenced the overall beta diversity.

Conclusions

In this study, local environmental factors (habitat structure and water chemistry) rather than regional (climate) and spatial factors (geographic distances) were significantly correlated with the beta diversity of aquatic macroinvertebrate communities in intermittent ponds in southern Brazil. Our results thus suggest that the local composition of aquatic

macroinvertebrates was predominantly assembled by species sorting processes (rather than dispersal limitation) and stochastic events associated with the ephemeral condition of temporary ponds in the study region. Further analyses showed that the contributions of turnover and nestedness to beta diversity differed between macroinvertebrates with distinct dispersal modes; the turnover in insects (active dispersers) was explained by water chemistry and habitat structure, while the nestedness in non-insect taxa (passive dispersers) was explained by habitat structure. These results highlight the importance of local factors even after taking into account the different dispersal modes in the focal community. Our study is particularly important for the environmental management of temporary ponds, as highlighting the specific predictors of loss and replacement of provides useful information for biodiversity conservation planning, especially due to the role that aquatic invertebrates play in the ecological processes in wetland ecosystems.

Acknowledgements

This study was part of the PhD thesis of RCB at the Biology Graduate Program from UNISINOS University. This research was funded by CNPq (the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development), as part of the project entitled 'Effects of climate change on wetland biodiversity in southern Brazil: A space-time approach' (Grant number 474892/2013-1). CAPES (Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel) granted a Master scholarship to RCB. CNPq granted a postdoctoral research fellowship to MMP (grant number 151152/2018-7). LM and CS have been continuously supported by CNPq via Research Productivity grants.

Author contributions

RCB contributed with specimen identification and drafting of the manuscript. MMP collected the material and contributed with specimen identification, carried out the analytical procedures and participated in the drafting of the manuscript. LM and CS conceived the project and coordinated several aspects of the study, including revision of the manuscript. All authors read and approved the final version of the manuscript.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Compliance with ethical standards

We declare that the data collection complied with current Brazilian environmental laws (SISBIO-n. 36365-2).

Supplementary material

Table S1. Local environmental variables taken at the studied ponds. Abbreviations: WT = water temperature (°C); EC = electrical conductivity ($\mu\text{S/s}$); NTU = water turbidity (ntu); DO = dissolved oxygen (mg/L^{-1}); TDS = total dissolved solids (mg/L^{-1}). For the habitat structure variables, '0' and '1' indicate presence and absence, respectively. Numbers in column 'Pond ID' follow Fig. 1.

Table S2. Original values of the WorldClim bioclimatic variables obtained for the corresponding geographic location of each studied pond. Numbers in column 'Pond ID'

follow Fig. 1. Abbreviations of the variables: Bio1 = Annual Mean Temperature (°C); Bio2 = Mean Diurnal Range (°C); Bio3 = Isothermality (°C); Bio4 = Temperature Seasonality (°C); Bio5 = Max Temperature of Warmest Month (°C); Bio6 = Min Temperature of Coldest Month (°C); Bio7 = Temperature Annual Range (°C); Bio8 = Mean Temperature of Wettest Quarter (°C); Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter (°C); Bio10 = Mean Temperature of Warmest Quarter (°C); Bio11 = Mean Temperature of Coldest Quarter (°C); Bio12 = Annual Precipitation (mm); Bio13 = Precipitation of Wettest Month (mm); Bio14 = Precipitation of Driest Month (mm); Bio15 = Precipitation Seasonality (mm); Bio16 = Precipitation of Wettest Quarter (mm); Bio17 = Precipitation of Driest Quarter (mm); Bio18 = Precipitation of Warmest Quarter (mm); Bio19 = Precipitation of Coldest Quarter (mm).

Table S3. Loadings of the bioclimatic variables for the first four axes of the principal component analysis (PCA).

Table S4. List of aquatic macroinvertebrate taxa recorded in the studied ponds.

Fig. S1. Step by step representation of the undertaken statistical procedures for the analyses of the relationships of aquatic macroinvertebrate beta diversity with environmental factors and geographic distances.

References

- Alahuhta J. & Heino J. (2013) Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. *Journal of Biogeography* 40, 1572–1582.
- Anderson M. J., Ellingsen K. E., McArdle B. H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9, 683–693.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19,134–143.
- Batzer D. P. (2013) The Seemingly Intractable Ecological Responses of Invertebrates in

- North American Wetlands: A Review. *Wetlands* 33, 1–15.
- Batzer D. P., Palik B. J., Buech R. (2004) Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota. *Journal of the North American Benthological Society* 23, 50-68.
- Bertuzzi T., Marques Pires M., Maltchik L. (2019) Drivers of the beta diversity of aquatic plant communities along a latitudinal gradient in southern Brazilian coastal ponds. *Journal of Vegetation Science* 30, 281–290.
- Boyero L. (2002) Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient? *Marine and Freshwater Research* 53,753-755.
- Bonn A., Hagen, K. & Reiche D. W. V. (2002) The significance of flood regimes for carabid beetle and spider communities in riparian habitats - a comparison of three major rivers in Germany. *River Research and Applications* 18(1), 43-64.
- Braghin L. D. S. M., Almeida, B. D. A., Amaral, D. C., Canella, T. F., Gimenez, B. C. G. & Bonecker, C. C. (2018) Effects of dams decrease zooplankton functional β -diversity in river-associated lakes. *Freshwater biology* 63(7), 721-730.
- Brendonck L., Jocqué M., Tuytens K., Timms B.V. & Vanschoenwinkel B. (2014) Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. *Oikos* 124, 741–749.
- Brown Lee E., David M. H. & Alexander M. M. (2007) Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology* 13.5 958-966.
- Burkett V. & Kusler J. (2000) Climate change: Potential impacts and interactions in wetlands of the United States. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 36(2), 313-320.
- Cañedo-Argüelles M., Bundschuh M., Gutiérrez-Cánovas C., Kefford B.J., Prat N., Trobajo

- R., & Schäfer R.B. (2014) Effects of repeated salt pulses on ecosystem structure and functions in a stream mesocosm. *Science of the Total Environment* 476, 634-642.
- Chase J. M. & Myers J. A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences* 366 (1576), 2351-2363.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. – *Ecology Letters* 8, 1175–1182.
- Cottenie K., Michels E., Nuytten N. & De Meester L. (2003) Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84(4), 991-1000.
- Crist T. O., Veech J. A., Gering, J. C. & Sumemrville K. S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of a, b and g diversity. *American Naturalist* 162, 734–743.
- De Bie T., De Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., Hampel H., Denys L., Vanhecke L., Van der Gucht K., Van Wichelen J., Vyverman W. & Declerck S. A. J. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15,740–747.
- Declerck S. A. J. (2011) Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of high Andes wetlands. *Ecography* 34, 296–305.
- Declerck S., Vandekerkhove J., Johansson L., Muylaert K., Conde-Porcuna J. M., Van Der Gucht K. & Rommens W. (2005) Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86(7), 1905-1915.
- Díaz S., Cabido M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science* 8, 463-474.

- Dray S., Bauman, D. Blanchet G., Borcard D., Clappe S., Guenard G, Jombart T., Larocque G., Legendre P., Madi N. & Wagner H. H. (2019) Package ‘adespatial: multivariate multiscale spatial analysis.’ R package version 0.3-7.
- Fairchild G. W., Faulds A. M. & Matta J. F. (2000) Beetle assemblages in ponds: effects of habitat and site age. *Freshwater Biology* 44(3), 523-534.
- Fernández H., Domínguez E. (2001) Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales, Instituto M. Lillo, Tucuman.
- Florencio M., Díaz-Paniagua C., Serrano L. & Bilton D. T. (2011) Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. *Oecologia* 166, 469–483.
- Florencio M., Díaz-Paniagua C., Gómez-Rodríguez C. & Serrano L. (2014) Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity* 7(1), 4-21.
- Gee J. H., Smith, B. D., Lee K. M. & Griffiths S. W. (1997) The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 7(2), 91-104.
- Gianuca A. T., Declerck, S. A. J., Lemmens P. & De Meester L. (2017) Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of b diversity. *Ecology* 98, 525–533.
- Grönroos M., Heino J., Siqueira T., Landeiro V.L., Kotanen J. & Bini L. M. (2013) Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3(13), 4473-4487.
- Hassall C., Hollinshead, J. & Hull A. (2011) Environmental correlates of plant and

- invertebrate species richness in ponds. *Biodiversity and Conservation* 20(13), 3189-3222.
- Heino J. (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews* 88(1), 166-178.
- Heino J. (2013a) Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? *Oecologia*, 171, 971–980.
- Heino J., Melo, A. S. & Bini L. M. (2015a) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* 60, 223–235.
- Heino J., Melo A. S., Siqueira T., Soininen J., Valanko, S. & Bini, L. M. (2015b) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60, 845–869.
- Heino J., Bini, L. M., Karjalainen S. M., Mykrä, H., Soininen J., Vieira L. C. G. & Diniz-Filho J. A. F. (2010) Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119(1), 129-137.
- Heino J. & Kimmo T. Tolonen. (2017) Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. *Limnology and Oceanography* 62 (6), 2431-2444.
- Heino J., Virkkala R. & Toivonen H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84(1), 39-54.
- Henriques-Silva R., Lindo Z. & Peres-Neto P. R. (2013) A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical

- areas. *Ecology* 94(3), 627-639.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G. & Jarvis A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25 1965–1978.
- Hill M. J., Heino J., Thornhill I., Ryves D. B. & Wood, P. J. (2017) Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. *Oikos* 126,1575–1585.
- Holyoak M., Leibold M. A., Mouquet N. M., Holt R. D. & Hoopes M. F. (2005) Metacommunities: a framework for large-scale community ecology. In: *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (Eds M. Holyoak, M. A. Leibold & R. D. Holt), pp. 1–31. University of Chicago Press, Chicago.
- Jeffries D. S., Kelso J. R. M. & Morrison, I. K. (1988) Physical, chemical, and biological characteristics of the Turkey Lakes Watershed, central Ontario, Canada." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(1) 3-13.
- Jeffries M. (1988) Measuring Talling's "elements of chance" in pond populations. *Freshwater Biology* 20, 383–393.
- Jeffries M. (2005) Local-scale turnover of pond insects: intra-habitat quality and inter-pond geometry are both important. *Hydrobiologia* 543, 207–220
- Knauth D. S., Pires, M. M., Stenert, C. & Maltchik, L. (2019) Disentangling the role of niche-based and spatial processes on anuran beta diversity in temporary ponds along a forest–grassland transition. *Aquatic Sciences* 81:63.
- Leão T. C., Fonseca C. R., Peres C. A. & Tabarelli M. (2014) Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology* 28, 1349–1359.
- Leibold M. A. & Miller, T. E. (2004) From metapopulations to metacommunities.

- In: *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations* (eds I. Hanski & O.E. Gaggiotti) pp. 133–150. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.
- Legendre P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23, 1324–1334.
- Legendre P. & De Cáceres, M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16, 951–963.
- Lima F. B., Schäfer A. E. & Lanzer R. M. (2013) Diversity and spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrates with respect to the trophic state of Lake Figueira in the South of Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25, 429–441.
- Logue J. B., Mouquet N., Peter H., Hillebrand H. & The Metacommunity Working Group. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 482–491.
- Lopes V.G., Branco C. W. C., Kozłowsky-Suzuki B. & Bini L. M. (2019) Zooplankton temporal beta diversity along the longitudinal axis of a tropical reservoir. *Limnology* 20(1), 121-130.
- Lopretto E. C. & Tell G. (1995) *Ecosistemas de aguas continentales Metodologías para su estudio*. Ediciones Sur.
- Loreau M., Mouquet N. & Holt R. D. (2003) Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6(8), 673-679.
- Louzada J., Gardner T., Peres C. & Barlow J. (2010) A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. *Biological Conservation* 143(5), 1102-1109.
- Matthews H. D. & Weaver A. J. (2010) Committed climate warming. *Nature Geoscience* 3(3), 142.

- McAbendroth L., Foggo A., Rundle S. D., & Bilton D. T. (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology* 74(1), 41-49.
- Medley K. A. & Havel J. E. (2007) Hydrology and local environmental factors influencing zooplankton communities in floodplain ponds. *Wetlands* 27(4), 864-872.
- Merritt R. W. & Cummins K. W. (1996) An introduction to the aquatic insects of North America. Third edicion. Dubuque: Kendall-Hunt Publishing Co.
- Mulholland P. J., Best G. R., Coutant C. C., Hornberger, G. M., Meyer J. L., Robinson P. J. & Wetzel R. G. (1997) Effects of climate change on freshwater ecosystems of the southeastern United States and the Gulf Coast of Mexico. *Hydrological Processes* 11(8), 949-970.
- Navás L. (1924) Insectos de la América Central. Insects of Central America. *Brotéria Zoológica*. 21, 55-86.
- Nekola J. C. C., & White P. S. S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26, 867–878.
- Nunes M. H., Higuchi P., Silva A. C., van den Berg E. & Terra M. D. C. N. S. (2016) Dinâmica de populações de espécies arbóreas em fragmentos de floresta aluvial no sul de Minas Gerais, Brasil. *Floresta* 46(1), 57-66.
- Paukert C. P. & Willis D. W. (2003) Population characteristics and ecological role of northern pike in shallow natural lakes in Nebraska. *North American Journal of Fisheries Management* 23(1), 313-322.
- Perbiche-Neves G., Saito V.S., Simões N.R., Debastiani-Júnior J. R. Naliato D. A. O. & Nogueira M. G. (2019) Distinct responses of Copepoda and Cladocera diversity to climatic, environmental, and geographic filters in the La Plata River basin. *Hydrobiologia* 826, 1-15.

- Pires M. M., Stenert C. & Maltchik L. (2018) Drivers of beta diversity of Odonata along a forest–grassland transition in southern Brazilian coastal ponds. *Freshwater Science* 37(2), 357-366.
- Poff N. L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the north american Benthological society* 16(2), 391-409.
- Poff N. L., Brown C. M., Grantham T. E., Matthews J. H., Palmer M. A., Spence C. M. & Baeza A. (2016) Sustainable water management under future uncertainty with eco-engineering decision scaling. *Nature Climate Change* 6(1), 25.
- Qian H., Ricklefs R.E. & White, P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters* 8(1), 15-22.
- Rosset V., Ruhi A., Bogan M. T. & Datry T. (2017) Do lentic and lotic communities respond similarly to drying? *Ecosphere* 8(7), e01809.
- Ruhí A., Boix D., Gascón S., Sala J. & Batzer D. P. (2013) Functional and phylogenetic relatedness in temporary wetland invertebrates: current macroecological patterns and implications for future climatic change scenarios. *PLoS One* 8(11), e81739.
- Ruhí A., Chappuis E., Escoriza D., Jover M., Sala J., Boix D., ...& Gacia E. (2014) Environmental filtering determines community patterns in temporary wetlands: a multi-taxon approach. *Hydrobiologia* 723(1), 25-39.
- Scheffer M., Van Geest G.J., Zimmer K., Jeppesen E., Søndergaard M., Butler M. G. & De Meester L. (2006) Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112(1), 227-231.
- Shurin J. B., Havel J. E., Leibold M. A. & Pinel-Alloul B. (2000) Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. *Ecology* 81, 3062–

3073.

- Si X., Baselga A. & Ding P. (2015) Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS One* 10(5).
- Soininen J. (2014) A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. *Ecology* 95(12), 3284-3292.
- Soininen J., Heino J. & Wang J. (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 27(1), 96-109.
- Soininen J., McDonald R. & Hillebrand H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30(1), 3-12.
- Stendera S. E. S. & Johnson R. K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple scales. *Freshwater Biology* 50, 1360–1375.
- Stenert C., Bacca R. C., Mostardeiro C. C., & Maltchik L. (2008) Environmental predictors of macroinvertebrate communities in coastal wetlands of southern Brazil. *Marine and Freshwater Research* 59(6), 540-548.
- Stenert C. & Maltchik L. (2007) Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. *Marine and Freshwater Research* 58(11), 993-1001.
- Tonkin J. D. S. Stoll A. Sundermann & Haase P. (2014) Dispersal distance and the pool of taxa, but not barriers, determine the colonisation of restored river reaches by benthic invertebrates. *Freshwater Biology* 59(9), 1843-1855.
- Tonkin J. D., Stoll S., Jähnig S. C. & Haase P. (2016) Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic floodplain system. *Oikos* 125, 686–697.

- Trindade C. R. T., Landeiro V.L. & Schneck, F. (2018) Macrophyte functional groups elucidate the relative role of environmental and spatial factors on species richness and assemblage structure. *Hydrobiologia* 823, 1–14.
- Tuytens K., Vanschoenwinkel B., Waterkeyn A. & Brendonck L. (2014) Predictions of climate change infer increased environmental harshness and altered connectivity in a cluster of temporary pools. *Freshwater biology* 59(5), 955-968.
- Ulrich W. & Gotelli N. J. (2007) Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology* 88(7), 1824-1831.
- Van de Meutter F., De Meester L. & Stoks R. (2007) Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology* 88(7), 1687-1695.
- Vanschoenwinkel B., De Vries C., Seaman M. & Brendonck L. (2007) The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos* 116(8), 1255-1266.
- Vavrek M. J. (2011) *fossil*: Palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica* 14, 14.1.1T.
- Vellend Mark. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology* 85 (2), 183-206.
- Viana D. S., Figuerola J., Schwenk K., Manca M., Hobæk A., Mjelde M. & Green, A. J. (2016) Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography* 39(3), 281-288.
- Villwock J. A. & Tomazelli L. J. (2006) Planície Costeira do Rio Grande do Sul: gênese e paisagem atual. In F. G. Becker, R. A. Ramos, & L. de A. Moura (Eds.), *Biodiversidade; Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio*

Grande do Sul pp. 20–33. Brasília, DF, Brasil: Ministério do Meio Ambiente.

Vinson M. R. & Hawkins C. P. (1998) Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual review of entomology* 43(1), 271–293.

Wellborn G. A., Skelly D. K. & Werner E. E. (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual review of ecology and systematics* 27(1), 337–363.

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.

Winegardner A. K., Jones, B. K., N g, I. S., Siqueira T. & Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends in ecology & evolution* 27(5), 253-254.

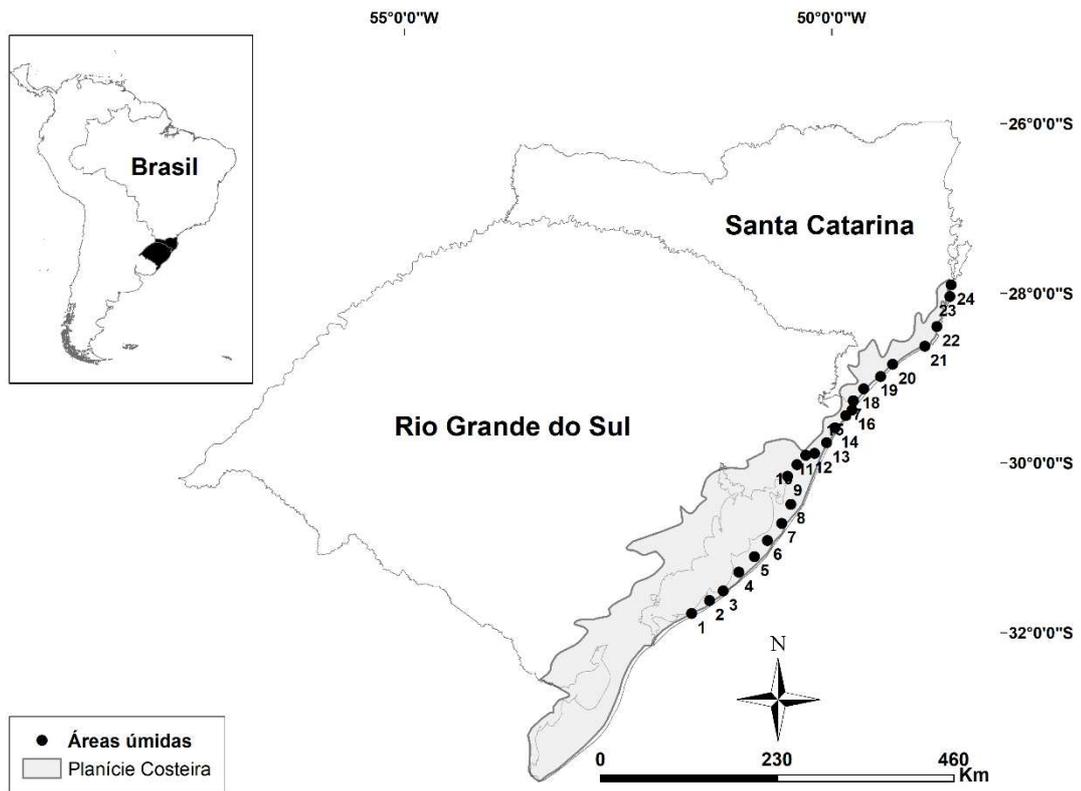


Figure 1. Location of the studied ponds across the extension of the Coastal Plain region in southernmost Brazil.

Table 1. Output of the Mantel correlation tests and bio-env procedures for the influence of each subset of local environmental variables (water chemistry and habitat structure) on the beta diversity (and its turnover and nestedness components) of the aquatic macroinvertebrate communities (and subsets of insect and non-insect taxa) in southern Brazilian temporary ponds. In bold: significant correlations ($P < 0.05$). Abbreviations: WT = water temperature; EC = electrical conductivity; DO = dissolved oxygen; TDS = total dissolved solids.

Preditor	Qualidade da água				Estrutura do Habitat						
	Mantel test		Bio-env selected variables		Mantel test		Bio-env selected variables				
	Component	r	P		R	P	r	P	R	P	
Total fauna	β sor (total)	-0,11	0,9	WT (°C), TDS	0,05	0,33	0,06	0,2	área, conectividade	0,22	0,03
	β sim (turnover)	-0,08	0,72	WT (°C), Cond (mS/s), TDS	0,08	0,19	0,11	0,05	área, conectividade, isolamento	0,28	0,06
	β nes (nestedness)	-0,14	0,9	Ph	0,05	0,24	0,09	0,91	área	0,07	0,19
Insects	β sor (total)	-0,13	0,84	WT (°C), TDS	0,05	0,33	0,01	0,48	área	0,11	0,14
	β sim (turnover)	-0,1	0,75	WT (°C), Cond (mS/s), TDS	0,13	0,12	0,06	0,19	área, conectividade	0,13	0,04
	β nes (nestedness)	-0,03	0,54	TDS	0,14	0,11	-0,1	0,96	área, isolamento, vegetação	0,1	0,1
Non-insects	β sor (total)	-0,11	0,81	WT (°C)	-0,01	0,51	0,28	0,01	conectividade	0,44	0,002
	β sim (turnover)	-0,01	0,49	pH, TDS	0,05	0,23	-0,01	0,49	área, conectividade	0,05	0,28
	β nes (nestedness)	-0,09	0,77	DO (mg/L)	0,06	0,3	0,17	0,01	conectividade	0,35	0,005

Table 2. Output of the Mantel and partial Mantel correlation tests for the influence of climatic environmental variables (scores of the bioclimatic PCA) and geographic distances on the beta diversity (and its turnover and nestedness components) of the aquatic macroinvertebrate communities (and subsets of insect and non-insect taxa) in southern Brazilian temporary ponds.

Clima e distâncias geográficas										
Mantel test					Partial Mantel test					
Climate (PCA axes)		Geographical distances				Climate (PCA)		Geographical distances		
Predictor	Component	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	partial <i>r</i>	<i>P</i>	partial <i>r</i>	<i>P</i>	
Fauna Total	βsor (total)	0,07	0,25	0,09	0,17	0,06	0,29	-0,01	0,54	
	βsim (turnover)	0,02	0,43	0,07	0,2	0,09	0,21	-0,06	0,68	
	βnes (nestedness)	0,08	0,19	0,02	0,33	-0,05	0,67	0,09	0,2	
Insetos	βsor (total)	0,12	0,09	0,14	0,07	0,07	0,26	0,01	0,4	
	βsim (turnover)	0,08	0,2	0,13	0,1	0,1	0,2	-0,02	0,58	
	βnes (nestedness)	0,05	0,2	0,01	0,41	-0,04	0,67	0,07	0,24	
Não Insetos	βsor (total)	-0,11	0,9	-0,08	0,83	0,13	0,1	-0,08	0,74	
	βsim (turnover)	-0,04	0,7	0,04	0,27	0,13	0,09	-0,13	0,89	
	βnes (nestedness)	-0,06	0,74	-0,11	0,91	-0,1	0,81	0,04	0,35	

Supplementary material

Table S1. Local environmental variables taken at the studied ponds. Abbreviations: WT = water temperature (°C); EC = electrical conductivity ($\mu\text{S/s}$); NTU = water turbidity (ntu); DO = dissolved oxygen (mg/L-1); TDS = total dissolved solids (mg/L-1). For the habitat structure variables, '0' and '1' indicate presence and absence, respectively. Numbers in column 'Pond ID' follow Fig. 1.

Local	WT (°C)	pH	ORP	Cond (mS/s)	NTU	DO (mg/L)	O ₂ . Sat (%)	TDS
P1	25,6	5,89	242	0,066	504	6,06	74	0,043
P2	25,75	6,46	273	0,048	32,1	9,79	120,1	0,03
P3	24,12	5,72	53	0,074	0	6,02	72	0
P4	24,8	5,85	280	0,058	232	6,43	77,7	0,038
P5	25,19	6,58	222	0,063	42,9	9,97	123,1	0,04
P6	21,74	5,96	353	0,042	124	6	70	0,027
P7	22,01	5,95	353	0,036	30	7,4	84,8	0,023
P8	23,15	6,14	355	0,054	114	10,3	120	0,035
T1	24,69	5,63	336	0,031	201	9,5	115,2	0,02
T2	30,24	5,02	273	0,07	0	4,85	52	0
T3	22,63	5,22	261	0,03	217	5	60	0,019
T4	20,2	6,21	19	0,203	0	5	62	0,131
T5	26,12	5,92	310	0,026	0	7,33	89,7	0,017
T6	26,63	5,85	176	0,027	0	6,42	80,5	0,017
T7	27,09	6,06	206	0,082	185	8,13	103,2	0,05
T8	25,82	6,14	158	0,043	144	7,41	91,4	0,028
MT1	32,32	5,63	301	0,064	0	6,63	89	0,041
MT2	28,53	6,05	270	0,151	1000	3	40	0,01
MT3	26,65	5,67	243	0,089	298	4	50	0
MT4	20,88	5,47	309	0,037	179	6	70	0,024
MT5	22,83	6,3	440	0,15	0	3.42	40	0,097
MT6	23,97	5,91	870	0,047	40,5	6	72	0,031
MT7	25,25	6,16	305	0,054	124	7,66	91,8	0,035
MT8	24,01	6,7	293	0,039	11,8	7,78	93,4	0,026

Table S2. Original values of the WorldClim bioclimatic variables obtained for the corresponding geographic location of each studied pond. Numbers in column ‘Pond ID’ follow Fig. 1. Abbreviations of the variables: Bio1 = Annual Mean Temperature (°C); Bio2 = Mean Diurnal Range (°C); Bio3 = Isothermality (°C); Bio4 = Temperature Seasonality (°C); Bio5 = Max Temperature of Warmest Month (°C); Bio6 = Min Temperature of Coldest Month (°C); Bio7 = Temperature Annual Range (°C); Bio8 = Mean Temperature of Wettest Quarter (°C); Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter (°C); Bio10 = Mean Temperature of Warmest Quarter (°C); Bio11 = Mean Temperature of Coldest Quarter (°C); Bio12 = Annual Precipitation (mm); Bio13 = Precipitation of Wettest Month (mm); Bio14 = Precipitation of Driest Month (mm); Bio15 = Precipitation Seasonality (mm); Bio16 = Precipitation of Wettest Quarter (mm); Bio17 = Precipitation of Driest Quarter (mm); Bio18 = Precipitation of Warmest Quarter (mm); Bio19 = Precipitation of Coldest Quarter (mm).

Pontos		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	MT1	MT2	MT3	MT4	MT5	MT6	MT7	MT8
Variáveis climáticas	Código																								
Temperatura média anual	bio1	18,9	19,0	19,1	19,4	19,8	19,9	19,8	19,9	18,8	18,8	18,8	18,9	18,8	18,6	18,8	18,9	18,7	18,6	18,6	18,5	18,5	18,4	18,4	18,4
Temperatura média diurna	bio2	7,5	8,5	9,5	9,8	7,8	6,8	6,6	6,6	7,1	7,0	6,9	7,1	7,5	7,9	8,2	8,6	8,3	8,2	8,1	8,0	8,0	7,8	7,7	7,7
Isotermia	bio3	47,0	49,4	51,0	51,3	46,7	44,0	43,9	44,0	45,4	46,0	45,4	45,0	45,0	45,8	45,9	45,5	45,0	44,2	44,0	43,0	43,0	42,7	42,0	41,2
Temperatura sazonal	bio4	280,5	285,7	295,8	299,3	293,4	291,9	286,2	283,8	279,6	279,8	287,9	302,1	315,4	321,3	334,6	344,6	342,9	343,6	344,0	345,4	349,6	351,2	357,0	364,7
Temperatura máxima do mês mais quente	bio5	26,9	27,5	28,1	28,5	28,0	27,7	27,5	27,7	26,7	26,6	26,5	26,7	27,1	27,2	27,8	28,4	28,1	28,0	28,1	28,0	28,0	27,8	27,9	27,9
Temperatura mínima do mês mais frio	bio6	11,2	10,5	9,5	9,6	11,6	12,5	12,5	12,7	11,3	11,4	11,3	11,0	10,6	10,2	10,0	9,8	9,8	9,8	9,8	9,8	9,7	9,7	9,6	9,5
Faixa anual de temperatura	bio7	15,7	17,1	18,6	18,9	16,4	15,2	15,0	15,0	15,4	15,2	15,2	15,7	16,5	17,0	17,8	18,6	18,3	18,3	18,3	18,2	18,2	18,1	18,2	18,4
Temperatura média do trimestre mais úmido	bio8	19,7	22,6	23,0	23,3	23,7	23,8	23,5	23,6	19,4	19,1	17,0	16,7	16,5	16,3	16,4	14,6	14,4	14,3	14,3	14,2	14,3	14,5	14,3	14,2
Temperatura média do trimestre mais seco	bio9	15,4	15,5	15,8	16,1	16,8	16,9	16,5	16,6	15,3	15,4	19,1	19,4	19,9	19,7	20,0	20,1	21,8	21,8	21,8	21,7	21,7	21,6	21,6	21,7
Temperatura média do trimestre mais quente	bio10	22,4	22,6	23,0	23,3	23,7	23,8	23,5	23,6	22,3	22,4	22,6	22,9	23,0	22,8	23,2	23,4	23,2	23,1	23,0	23,0	23,0	22,9	23,0	23,1
Temperatura média do trimestre mais frio	bio11	15,4	15,4	15,4	15,6	16,1	16,3	16,1	16,3	15,3	15,3	15,2	15,0	14,9	14,6	14,6	14,6	14,4	14,3	14,3	14,2	14,1	13,9	13,8	13,7
Precipitação Anual	bio12	139,4	134,9	131,2	133,9	140,6	143,4	144,3	142,4	141,5	143,4	146,5	148,5	149,7	153,1	150,4	149,0	146,1	143,8	141,2	138,7	136,2	133,1	131,1	128,5
Precipitação do mês mais úmido	bio13	13,8	14,1	14,5	15,1	15,8	16,2	19,0	20,0	13,8	13,9	14,3	14,4	14,5	14,8	14,6	14,6	14,4	14,2	14,0	13,8	13,5	13,3	13,2	13,1
Precipitação do mês mais seco	bio14	8,7	8,4	8,2	8,1	8,6	8,6	7,6	7,3	9,0	9,4	10,1	10,8	10,9	10,8	10,2	9,7	9,5	9,3	9,0	8,7	8,3	7,8	7,5	7,1
Precipitação sazonal	bio15	12,1	14,4	17,9	20,3	19,0	19,1	29,0	32,7	11,3	10,0	9,0	8,3	9,0	9,0	10,0	11,0	12,0	12,0	13,0	14,0	14,0	15,0	16,0	16,1
Precipitação do trimestre mais úmido	bio16	38,2	38,8	40,4	42,9	43,6	45,1	52,0	53,1	38,7	38,8	39,2	39,8	40,2	41,2	40,6	40,4	40,3	40,2	40,0	39,6	39,0	38,3	37,9	37,3
Precipitação do trimestre mais seco	bio17	29,7	27,9	26,1	25,7	27,4	27,5	24,7	23,4	30,8	32,0	33,7	34,6	35,0	35,5	34,2	33,3	31,9	30,7	29,6	28,8	27,7	26,6	25,9	25,0
Precipitação do trimestre mais quente	bio18	37,9	38,8	40,4	42,9	43,6	45,1	52,0	53,1	37,6	37,8	38,1	38,0	37,9	38,6	37,6	36,8	35,7	35,0	34,3	33,8	33,4	32,8	32,5	32,1
Precipitação do trimestre mais frio	bio19	29,7	30,6	28,3	27,5	29,0	29,0	25,6	23,9	32,1	34,6	36,2	37,7	38,7	40,0	40,0	40,4	40,3	40,2	40,0	39,6	38,9	38,1	37,6	36,7

Table S3. Loadings of the bioclimatic variables for the first four axes of the principal component analysis (PCA).

PCA Axes	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4
Variable				
Bio1	0.307	-0.037	-0.025	-0.170
Bio2	-0.124	-0.233	0.369	-0.356
Bio3	0.098	0.027	0.517	-0.306
Bio4	-0.259	-0.213	-0.242	-0.055
Bio5	-0.051	-0.417	-0.029	-0.308
Bio6	0.277	0.178	-0.166	0.133
Bio7	-0.222	-0.302	0.108	-0.224
Bio8	0.297	-0.031	0.222	-0.039
Bio9	-0.251	-0.101	-0.344	-0.063
Bio10	0.130	-0.250	-0.300	-0.333
Bio11	0.309	0.084	0.102	-0.088
Bio12	0.025	0.344	-0.238	-0.393
Bio13	0.279	-0.052	-0.235	-0.157
Bio14	-0.095	0.382	-0.020	-0.366
Bio15	0.241	-0.289	-0.129	0.073
Bio16	0.271	-0.092	-0.250	-0.156
Bio17	-0.136	0.389	-0.018	-0.288
Bio18	0.312	-0.011	-0.072	-0.142
Bio19	-0.296	0.101	-0.180	-0.123

Table S4. List of aquatic macroinvertebrate taxa recorded in the studied ponds.

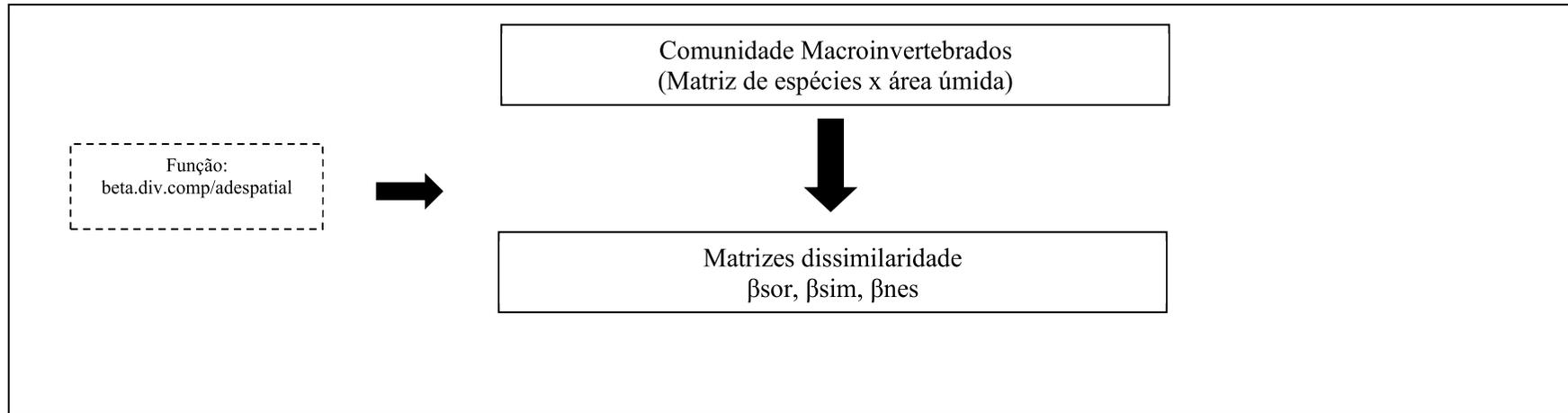
Phylum	Subphylum/Class/Subclass	Order	Family	Genus
Platyhelminthes	Turbellaria			
Annelida	Oligochaeta			
	Hirudinea			
Mollusca		Basommatophora	Ancylidae	<i>Gundlachia</i>
			Physidae	<i>Physa/Stenophysa</i>
			Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>
				<i>Drepanotrema</i>
		Caenogastropoda	Ampulariidae	<i>Pomacea</i>
		Veneroida	Pisidiidae	<i>Pisidium</i>
Arthropoda	Arachnida	Araneae		
	Crustacea	Decapoda		
			Dogielinotidae	<i>Hyallela</i>
	Insecta	Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Ceratoma</i>
			Curculionidae	<i>Lissorhoptrus</i>
			Dryopidae	<i>Helichus</i>
			Dytiscidae	<i>Bidessonotus</i>
				<i>Bidessus</i>
				<i>Celina</i>

		<i>Cybister</i>
		<i>Desmopachria</i>
		<i>Derovatellus</i>
		<i>Hydrovatus</i>
		<i>Ilybius</i>
		<i>Laccophilus</i>
		<i>Megadytes</i>
		<i>Rhantus</i>
	Elmidae	<i>Stenelmis</i>
		<i>Dineutus</i>
	Haliplidae	<i>Haliplus</i>
	Hydrophilidae	<i>Berosus</i>
		<i>Enochrus</i>
		<i>Derallus</i>
		<i>Helochares</i>
		<i>Hydrobius</i>
		<i>Tropisternus</i>
	Lampyridae	
	Noteridae	<i>Hydrocanthus</i>
		<i>Pronoterus</i>
		<i>Suphisellus</i>
		<i>Suphis</i>
	Psephenidae	<i>Psephenus</i>
	Ptilodactylidae	
	Scirtidae	<i>Scirtes</i>
		<i>Bezzia</i>
Diptera	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>
	Chaoboridae	<i>Chaoborus</i>
	Chironomidae	
	Culicidae	<i>Aedes</i>
		<i>Anopheles</i>
		<i>Culex</i>
	Dolichopodidae	
	Ephydriidae	
	Sciomyzidae	
	Stratiomyidae	
	Tabanidae	<i>Tabanus</i>
	Tipulidae	
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Callibaetis</i>
	Caenidae	<i>Caenis</i>
Heteroptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>
		<i>Sigara</i>
	Gelastocoridae	
	Nepidae	<i>Ranatra</i>

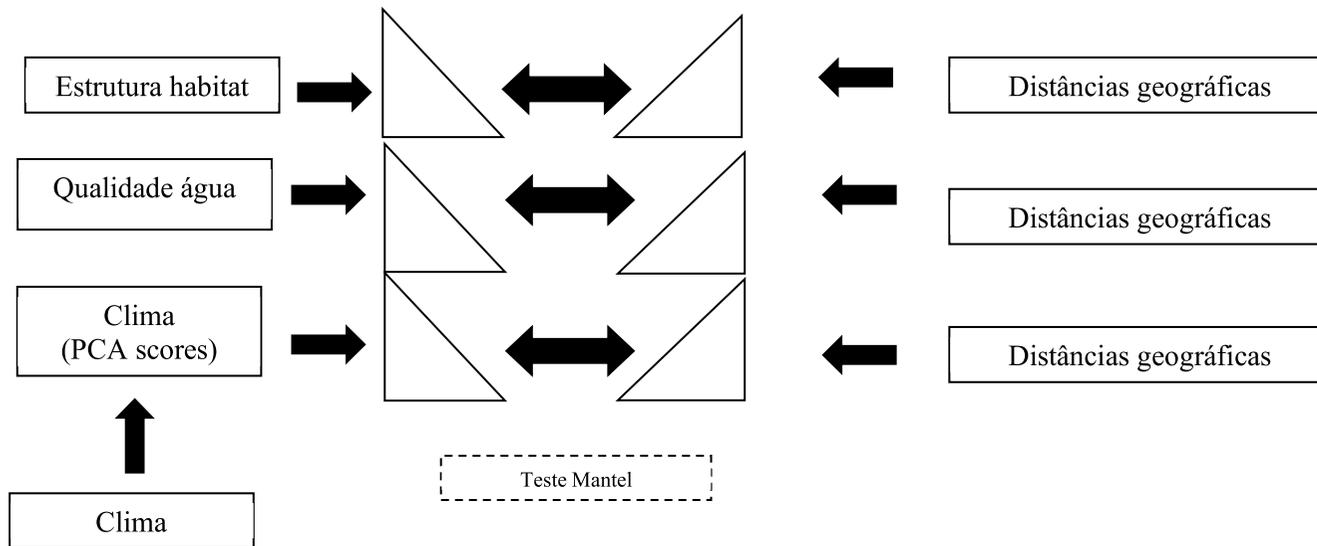
	Pleidae	<i>Buenoa</i> <i>Neoplea</i>
Lepidoptera		
Odonata	Aeshnidae	<i>Anax</i> <i>Castoraeschna</i> <i>Coryphaeschna</i> <i>Rhionaeschna</i>
	Libellulidae	<i>Erythrodiplax</i> <i>Micrathyria</i> <i>Perithemis</i> <i>Tramea</i>
	Coenagrionidae	<i>Acanthagrion</i> <i>Ischnura</i> <i>Oxyagrion</i> <i>Telebasis</i>
	Lestidae	<i>Lestes</i>
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i>
	Leptoceridae	<i>Oecetis</i>

Supplementary figure 1: Workflow for data analysis

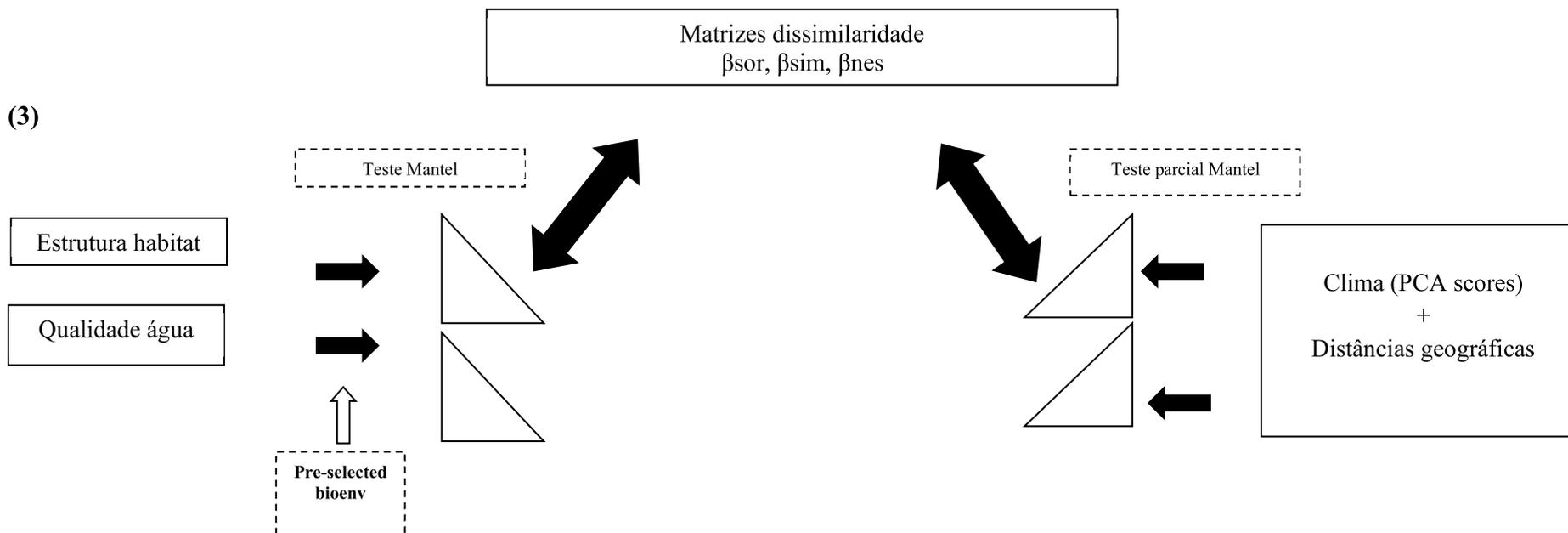
(1)



(2)



(3)



4.2 Capítulo 02

Padrões Espaço-Temporais da Estrutura comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas Costeira do Sul do Brasil

Resumo: Os processos responsáveis por moldar os padrões da comunidade agem em escalas espaciais específicas. Neste estudo, objetivou-se avaliar a influência relativa de fatores espaciais e fatores ambientais locais (variáveis físicas e químicas da água) e regionais (clima e bioma) sobre a composição das comunidades de macroinvertebrados aquáticos. As comunidades de macroinvertebrados foram estudadas em 12 lagoas distribuídas ao longo de um gradiente latitudinal na Planície Costeira dos estados de SC e RS, em uma região de transição entre os biomas Pampa e sul da Mata Atlântica, em dois anos (2015 e 2016). Para avaliar os efeitos relativos do ambiente e do clima foram realizadas análises de redundância parcial seguidas de procedimentos de partição de variância. Nosso estudo demonstrou que as diferenças na composição de espécies entre áreas úmidas são influenciadas tanto pelas variáveis ambientais locais quanto pelas regionais e espaciais. No primeiro ano, a variação na composição da comunidade foi explicada por fatores ambientais e espaciais nos dois biomas (turbidez da água e estrutura do hábitat), já no segundo ano, a variação na composição da comunidade de macroinvertebrados também foi explicada por fatores ambientais (estrutura do hábitat) e espaciais. A análise da variação interanual mostrou que a composição da fauna foi conjuntamente explicada por contribuições puras dos preditores relacionados à variação temporal, ambientais (estrutura do hábitat), bem como pela fração temporalmente estruturada das variáveis físicas e químicas da água. Nossos resultados ressaltaram a importância de abordar diferentes escalas espaciais para determinar a magnitude que diferentes fatores podem exercer nas comunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras do Sul do Brasil.

Palavras-chave: Macroinvertebrados, química da água, espaço, taxonomia

Space-Time Patterns of the Macroinvertebrate Community Structure in Coastal Wetlands of Southern Brazil

Abstract: The processes responsible for shaping community standards act on specific spatial scales. This study aimed to evaluate the relative influence of spatial factors and local environmental factors (physical and chemical variables of water) and regional factors (climate and biome) on the composition of aquatic macroinvertebrate communities. Macroinvertebrate communities were studied in 12 lagoons distributed along a latitudinal gradient in the Coastal Plain of the states of SC and RS, in a transition region between the Pampa and southern Atlantic Forest biomes, in two years (2015 and 2016). To assess the relative effects of the environment and climate, partial redundancy analyzes were carried out followed by variance partition procedures. Our study showed that differences in species composition between wetlands are influenced by both local, regional and spatial environmental variables. In the first year, the variation in the composition of the community was explained by environmental and spatial factors in the two biomes (water turbidity and habitat structure), in the second year, the variation in the composition of the macroinvertebrate community was also explained by environmental factors (habitat structure) and space. The analysis of the interannual variation showed that the fauna composition was jointly explained by pure contributions of the predictors related to the temporal, environmental variation (habitat structure), as well as by the temporally structured fraction of the physical and chemical variables of the water. Our results underscored the importance of addressing different spatial scales to determine the magnitude that different factors can exert in aquatic macroinvertebrate communities in coastal wetlands in southern Brazil.

Keywords: Macroinvertebrates, water chemistry, space, taxonomy

Introdução

A ecologia busca entender os padrões de distribuição das espécies e os principais fatores ambientais e espaciais que estruturam a composição das comunidades biológicas (Anderson & Millar, 2004; Peres-Neto & Legendre, 2010). Evidências empíricas sugeriram que os fatores ambientais são os principais responsáveis por estruturar a composição local das comunidades (Heino, 2011; Fernandes *et al.*, 2014). Entretanto, a maioria dos estudos analisou a influência dos fatores ambientais sobre os organismos em uma perspectiva local (por exemplo, Bagella *et al.*, 2010). Como consequência, estudos em escalas regionais foram amplamente negligenciados até a popularização do conceito de metacomunidade (Leibold *et al.* 2004).

A teoria de metacomunidades é baseada no fato de que espécies com diferentes características (por exemplo, tamanho, modo de dispersão e estratégias de vida) podem responder de forma diferente aos gradientes ambientais e espaciais (Alahuhta *et al.*, 2013). A estrutura de metacomunidades pode ser determinada pelas condições ambientais (*species sorting*) e pela capacidade de dispersão das espécies (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005; Logue *et al.*, 2011; Heino *et al.*, 2015). O processo relacionado à seleção de espécies pelas condições ambientais (baseado no nicho ecológico) explica a variação da composição (diversidade beta) entre locais ambientalmente heterogêneos pelas diferenças nas exigências ecológicas das espécies (Cottenie, 2005). Por sua vez, o processo associado à dispersão (Holyoak *et al.*, 2005; Leibold *et al.*, 2004) explica as mudanças na composição de espécies ao longo de gradientes espaciais, refletindo limitações de dispersão (De Bie *et al.*, 2012; Declerck, Coronel, Legendre, & Brendonck, 2011). Diversos estudos demonstraram que as comunidades podem ser influenciadas por ambos os processos, embora sob diferentes dinâmicas (Heino, Melo & Siqueira *et al.*, 2015).

Macroinvertebrados aquáticos são importantes componentes da dinâmica ecológica dos ecossistemas aquáticos, atuando como um elo entre diferentes níveis tróficos na cadeia alimentar da biota (Yildiz, 2015). Os macroinvertebrados são representados por muitos filos e necessitam de diferentes recursos para alimentação, crescimento e reprodução, resultando em uma distribuição heterogênea nos ecossistemas aquáticos (Wetzel 2001; Lazaridou-Dimitriadou, 2002). Por causa disso, é esperado que comunidades de macroinvertebrados com grande riqueza de espécies sejam influenciadas tanto por filtros ambientais como

espaciais de diferentes maneiras em função de suas características e adaptações biológicas (Hill, 2017). Estudos anteriores demonstraram que a variação na riqueza e na composição de macroinvertebrados aquáticos é fortemente influenciada pelos fatores físicos e químicos da água, (oxigênio dissolvido, condutividade da água, pH) (Al-Shami *et al.*, 2013; Heino, 2009; Kumar & Khan, 2013; Heino, 2017), e também por variáveis de estrutura do habitat, como tamanho da área e características da cobertura vegetal circundante (Allan, 2004; Beisel *et al.*, 1998; Chadwick *et al.*, 2006). Portanto, a estrutura das comunidades de macroinvertebrados está estreitamente relacionada aos fatores ambientais locais tais como as condições (estrutura) do habitat (Weatherhead & James, 2001) e variáveis físicas e químicas da água.

Diversos estudos também têm mostrado a influência das variáveis regionais, principalmente relacionadas ao clima, sobre a comunidade de macroinvertebrados aquáticos (Díaz & Cabido, 1997; Mulholland *et al.*, 1997; Hill *et al.*, 2017). Em certas ocasiões, esses fatores climáticos podem afetar indiretamente as comunidades de macroinvertebrados, exercendo influência sobre condições ambientais locais (Poff, 1997; Rocha *et al.*, 2018), como por exemplo, sobre a temperatura da água que pode regular os limites de crescimento dos organismos aquáticos e a distribuição das espécies (Li *et al.*, 2019). Outros estudos (Baselga, 2010, Hortal, 2011) mostraram que a riqueza e a diversidade de espécies de coleópteros em toda a Europa diminuíram significativamente ao norte em resposta a sua intolerância ao frio.

Pesquisas anteriores têm descrito uma diminuição na predação de invertebrados com o aumento da latitude (Turney & Buddle 2016; Roslin *et al.* 2017), indicando que as interações entre os macroinvertebrados são também afetadas pela latitude (Schemske *et al.* 2009). Estudos recentes têm demonstrado alterações nos padrões de distribuição de espécies relacionadas com a temperatura através de gradientes latitudinais de elevação em escalas regionais (Chen, Hill, Ohlemüller, Roy, & Thomas, 2011). Segundo Vilmi e colaboradores (2019), em um estudo realizado nas bacias de dois rios com variação latitudinal e climas opostos (quente/úmido e seco/frio), detectou-se significativas variações na diversidade e na estrutura da composição das comunidades de invertebrados, principalmente devido a condições ambientais adversas relacionadas com a velocidade do vento, temperaturas mais baixas e pouca disponibilidade de água em altitudes mais elevadas em comparação a locais em altitudes mais baixas. Da mesma forma, outros fatores regionais como alterações na

precipitação podem afetar a distribuição e a composição da fauna, modificando assim as funções do ecossistema e toda a sua biota (Rocha et al., 2018).

Além de fatores ambientais de natureza local e regional, as comunidades de macroinvertebrados também podem ser influenciadas por processos espaciais. Alguns estudos anteriores em ecossistemas de água doce descobriram que a similaridade entre as espécies de invertebrados aquáticos diminui com o aumento das distâncias ambientais (por exemplo, Heino & Soininen, 2010), mas também ao longo de distâncias espaciais (por exemplo, Saito *et al.*, 2015), especialmente se a extensão espacial for grande (Heino, 2011). Estudos realizados em escala espacial maior têm demonstrado efeitos predominantes dos processos espaciais na estruturação das comunidades em comparação aos efeitos das condições ambientais locais em ecossistemas aquáticos lênticos, o efeito dos (De Bie *et al.*, 2012; Soininen, 2016).

Estudos espaciais em grande escala, como por exemplo entre os biomas, fornecem informações importantes sobre as variações naturais dos ecossistemas (Boyero *et al.*, 2011; 2012) sendo que a compreensão de seus padrões espaciais é essencial para a definição de condições de referência e base para estratégias de conservação da biodiversidade (Rouget *et al.*, 2006; Hawkins *et al.*, 2010; Feio *et al.*, 2014). Os biomas são uma das grandes divisões de natureza espacial, classificadas por suas vegetações predominantes e, adicionalmente, pelas suas características climáticas ou geográficas (Woodward *et al.*, 2004). O estudo da Teoria da Dependência do Bioma (Ross, 1963; Corkum, 1991, 1992) prevê que seja provável que comunidades similares de macroinvertebrados ocorram ao longo dos rios se as bacias de drenagem ocuparem o mesmo bioma. Nessa teoria relações derivadas para um bioma não se aplicam a outros biomas devido à importância primordial do clima e da vegetação (características do bioma) na comunidade de invertebrados aquáticos. Por outro lado, os modelos de gradiente longitudinal ou contínuo preveem que as comunidades de invertebrados mudarão ao longo desse gradiente. Além disso, espera-se que esses padrões espaciais longitudinais sejam consistentes de bioma para bioma. Diversos estudos já corroboraram essa hipótese (Minshall et al, 1983, Corkum, 1992, Mulholland et al., 2001, Webster et al., 2003). Porém, a influência dos biomas sobre as comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas permanece desconhecida, principalmente tratando-se da região subtropical.

Em áreas úmidas, a ocorrência e a abundância de macroinvertebrados ainda podem ser influenciadas pela sazonalidade nos fatores bióticos e abióticos, pois a adaptação da história de vida às condições de inundações e secas depende da sua previsibilidade ao longo do tempo (Lytle & Poff, 2004). Nesse sentido, a variação temporal das comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas será determinada pelas variações nas características físicas e químicas da água que ocorrem temporalmente e também pela história de vida das espécies da comunidade, relacionada aos ciclos de vida dos organismos (Miller *et al.*, 2007). Portanto, a comunidade de macroinvertebrados também é fortemente influenciada por variações sazonais.

No presente estudo, a estrutura taxonômica da comunidade de macroinvertebrados foi avaliada em áreas úmidas pertencentes a dois biomas no Sul do Brasil (Mata Atlântica e Pampa) em dois anos. O objetivo principal do estudo foi avaliar a influência relativa de fatores espaciais e fatores ambientais locais (variáveis físicas e químicas da água) e regionais (clima e bioma) sobre a composição das comunidades de macroinvertebrados aquáticos. A influência interanual desses fatores ambientais e espaciais sobre a composição também foi investigada a fim de verificar se há ou não congruência temporal nos processos que estruturam as comunidades de macroinvertebrados aquáticos.

Assumindo que variáveis regionais, principalmente relacionadas ao clima, influenciam a comunidade de macroinvertebrados de acordo com a teoria da dependência do bioma (Ross, 1963; Corkum, 1991, 1992; Borja *et al.*, 2007; Muxika *et al.*, 2007; Valença & Santos, 2012; Robertson *et al.* 2016), é esperado que áreas úmidas localizadas em latitudes maiores (bioma Pampa) apresentem uma composição de macroinvertebrados diferente das áreas úmidas localizadas em latitudes menores (bioma Mata Atlântica) (Lake *et al.*, 1994; Boyero, 2002; Boulton *et al.*, 2003; Hill *et al.*, 2017).

Assumindo também as relações significativas existentes entre a comunidade de macroinvertebrados e as variáveis ambientais locais em áreas úmidas (Constable, 2001; Hirst, 2004; Borja *et al.*, 2007; Muxika *et al.*, 2007; Valença & Santos, 2012; Robertson *et al.* 2016), é esperado que estas variáveis influenciem significativamente a estrutura das comunidades de macroinvertebrados aquáticos durante o período de estudo nas áreas úmidas estudadas.

Levando-se em conta que a estrutura das comunidades de macroinvertebrados

pode variar temporalmente em resposta às variações dos fatores ambientais em áreas úmidas (Lytle & Poff, 2004; Miller *et al.*, 2007), espera-se que a contribuição relativa dos fatores ambientais e espaciais na estrutura das comunidades também varie entre os anos estudados.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na região da Planície Costeira do sul do Brasil, localizada ao longo dos estados de Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS), com extensão de cerca de 640 km e largura de ~80 km (Figura 1). O clima da região é caracterizado como subtropical úmido mesotérmico, com temperaturas médias entre 12 a 22 °C. A precipitação anual média varia entre 1.000-1.500 mm (Villwock & Tomazelli, 1995). Dois tipos principais de vegetação ocorrem na área de estudo: restinga costeira (vegetação arbustiva), localizada predominantemente na porção sul (estado do Rio Grande do Sul); e florestas ombrófilas (perenes), na porção norte (estado de Santa Catarina) (Leão *et al.*, 2014).

Delineamento amostral

Doze áreas úmidas distribuídas latitudinalmente ao longo de 520 km da extensão na Planície Costeira do RS e do sul de SC (latitudes 27°-31° S) foram selecionadas para o estudo. Conforme os limites propostos pelo IBGE (2004), seis áreas úmidas estão localizadas dentro dos limites da Mata Atlântica e seis áreas úmidas dentro dos limites do bioma Pampa (Figura 1). Áreas úmidas intermitentes com baixo impacto antrópico (uso da terra preferencialmente para pecuária) foram selecionadas para o estudo. As áreas úmidas apresentavam tamanho máximo de 1 ha e profundidade média de ~0,5 m com uma distância mínima de ~ 10 km entre si para minimizar os efeitos de autocorrelação espacial. Todas as áreas continham um ou dois tipos de habitats predominantes (vegetação emergente e/ou flutuante) (Villwock, & Tomazelli, 2006.)

Amostragem dos macroinvertebrados aquáticos

Foram realizadas amostragens da comunidade de macroinvertebrados em dois períodos: outubro de 2015 e outubro de 2016. Em cada área úmida e período amostral, quatro amostras foram realizadas na região litorânea. Cada amostra consistiu em uma varredura de 1 m na superfície do substrato, com auxílio de uma rede entomológica aquática (frame dip-net; largura = 30 cm; malha = 250 μ m). O material amostrado foi conservado em formaldeído 10%. Em laboratório, os indivíduos foram triados e identificados em estereomicroscópio até o nível de gênero (quando possível), com auxílio de bibliografia especializada (Brinkhurst & Marchese, 1989; Lopreto & Tell, 1995; Merrit & Cummins, 1996; Fernández & Domingues, 2001). Os indivíduos foram posteriormente colecionados em álcool 80% e estão depositados no Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Aquáticos da UNISINOS.

Amostragem das variáveis ambientais

Os fatores ambientais locais compreenderam dois subconjuntos de variáveis: (1) características físicas e químicas da água: oxigênio dissolvido (DO), condutividade elétrica (CE), pH, temperatura (WT) e turbidez (NTU), que foram medidas *in situ* com o uso de uma sonda multi-parâmetros (U-50; Horiba, Tóquio, Japão); e (2) estrutura do habitat, que considerou as seguintes variáveis: (i) vegetação circundante - classificada como “herbácea” ou “arbórea” sempre que a área úmida fosse visivelmente proximal (até 50 m) para fragmentos florestais nativos; (ii) conexão física com outros ecossistemas aquáticos (variável *dummy* considerando a presença ou ausência de conexão); (iii) a cobertura do dossel das áreas localizadas em matriz florestal, ou seja, a presença ou ausência de árvores ou de vegetação herbácea ao longo do perímetro e a menos de 50 m da área úmida. Portanto, a presença de vegetação ripária foi considerada uma variável *dummy*; (iv) diversidade de habitats, classificada com base na profundidade e variação da vegetação na mesma área úmida. As áreas úmidas “homogêneas” tinham uma borda e uma região interior bem definidas e tinham variação de profundidade, enquanto as áreas úmidas “heterogêneas” tinham uma profundidade de água variando em mais de 20 m em pelo menos quatro pontos. E, por fim, (iv) o tamanho da área úmida (m^2) foi medida usando um GPS depois de percorrer seu perímetro. As variáveis ambientais locais estão descritas na Tabela Suplementar S1. A influência de cada conjunto de dados (variáveis físicas e químicas da água e estrutura do

habitat) foi analisada separadamente.

As variáveis ambientais regionais compreenderam os dados bioclimáticos obtidos a partir da base de dados WorldClim (Hijmans et al., 2005). O banco de dados WorldClim concentra valores de temperatura e precipitação (e variáveis derivadas) para o período entre 1960 e 1990. Foram extraídas 19 variáveis relacionadas à temperatura e a precipitação (Tabela Suplementar 1). A variação nas variáveis bioclimáticas foi sumarizada através de uma análise de componentes principais (PCA) baseada na correlação para minimizar os efeitos da colinearidade. Os primeiros três eixos da PCA explicaram 93% da variação nos dados bioclimáticos e foram utilizados como substitutos das condições climáticas na área de estudo.

Fatores espaciais

Mapas de autovetores de Moran baseados na distância (dbMEMs, Borcard & Legendre, 2002; Dray *et al.*, 2006; Peres-Neto & Legendre, 2010) foram empregados para explicar os efeitos das variáveis espaciais na estrutura da comunidade de macroinvertebrados. O método *Moran Eigenvector Mapping* cria um intervalo de autofunções espaciais com base na localização dos locais de amostragem. Uma matriz de distância euclidiana entre locais é truncada na distância mais longa conectando todos os locais e sujeita à ordenação através da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), e os autovetores produzidos são usados como variáveis explicativas. Os dbMEMs com os maiores autovalores representam uma variação em grande escala, enquanto aqueles com os pequenos autovalores representam variação em escala fina no conjunto de dados (Dray *et al.*, 2006; Peres-Neto & Legendre, 2010). Neste estudo, uma matriz do fator espacial foi elaborada a partir das coordenadas UTM das áreas úmidas amostradas, utilizando-se a maior distância que conecta todos os locais como o valor limite para o truncamento da matriz de distância (critério da árvore geradora mínima; opção padrão da função *dbmem*). Os autovetores positivos produzidos pela PCoA foram retidos na matriz de variáveis espaciais.

Análise de dados

Importância relativa de fatores ambientais e espaciais sobre a estrutura da comunidade de macroinvertebrados

Foram realizadas análises de redundância parcial (pRDA) seguidas de procedimentos de partição de variância (Borcard *et al.*, 1992; Legendre & Legendre, 2012) para avaliar os efeitos relativos do ambiente (variáveis físicas e químicas da água e estrutura do habitat), do clima (variáveis regionais), do tempo e do espaço sobre a composição da comunidade de macroinvertebrados.

Foram realizadas análises correspondentes a cada um dos objetivos propostos no estudo (ou seja, dentro de cada um dos anos de amostragem e um para a avaliação da variação interanual). Antes das análises, a matriz de abundância dos táxons de macroinvertebrados foi transformada ($\log + 1$). A matriz de variáveis físicas e químicas da água foi padronizada (dimensionada para média zero e variância unitária) antes das análises.

Na rodada de análises relacionadas ao primeiro objetivo (ou seja, duas análises para o subconjunto correspondente a cada ano de amostragem; 12 unidades amostrais), foram utilizadas as seguintes matrizes explicativas: fatores ambientais (variáveis físicas e químicas da água e estrutura do habitat) e fatores espaciais. Antes de ajustar a RDA, procedimentos de seleção *forward* foram realizados em cada matriz explicativa, como proposto por Blanchet *et al.* (2008). As variáveis foram mantidas com base nos seguintes critérios: (i) a fração de variância explicada (R-quadrado ajustado, daqui em diante "Adj. R2") da variável dependente (matriz de taxa de macroinvertebrados) das variáveis pré-selecionadas deve ser menor que o modelo global (ou seja, todas as variáveis de cada matriz explicativa incluída); e (ii) o valor de significância, menor que 0,05.

Em seguida, os modelos com os fatores ambientais e espaciais selecionados foram ajustados e a variação explicada particionada para avaliar a contribuição pura e agregada de cada matriz explicativa na estruturação da composição da comunidade de macroinvertebrados. A significância estatística dos RDAs foi testada com um teste de permutação de Monte Carlo (999 permutações). A variação explicada de cada fração ambiental e espacial foi estimada com os valores de Adj R2 (Borcard *et al.*, 1992; Peres-Neto & Legendre, 2010).

Na rodada de análises relacionadas ao segundo objetivo (ou seja, variabilidade

interanual; 24 unidades de amostragem), as variáveis explicativas consistiram da matriz de estrutura de habitat anteriormente utilizada e das variáveis físicas e químicas da água para cada ano de amostragem; mais uma outra coluna indicando o ano de coleta. A execução dos procedimentos de seleção *forward* (exceto para o preditor temporal), a avaliação da significância do modelo e a estimativa da variação explicada de cada fração foram os mesmos da primeira rodada de análises.

Resultados

Variáveis ambientais

Em relação às variáveis ambientais locais relacionadas aos parâmetros físicos e químicos da água, as áreas úmidas do bioma Pampa apresentaram valores de condutividade elétrica maiores do que as áreas do bioma Mata Atlântica no primeiro ano de coleta, sendo que o oposto foi observado no segundo ano. A turbidez da água também apresentou variações entre os biomas e anos de coleta, com valores maiores nas áreas úmidas do bioma Mata Atlântica no primeiro ano e nas áreas úmidas do Pampa no segundo ano (Tabela S1). Quanto à variação temporal das variáveis físicas e químicas da água, a condutividade elétrica apresentou valores maiores no primeiro ano e a turbidez no segundo ano de coleta.

Dentre as variáveis ambientais regionais relacionadas ao clima, os valores de temperatura tiveram média anual de 21,2°C para o Pampa e 22,8°C para o Bioma Mata Atlântica e precipitação média anual de 140,6 mm para o Bioma Pampa e 143,1 mm para Mata Atlântica, tendo ambas variáveis se mostrado mais elevadas ao norte, nas áreas úmidas do bioma Mata Atlântica em comparação às áreas do bioma Pampa (Tabela S1).

Estrutura de comunidades de macroinvertebrados

Um total de 36.343 indivíduos distribuídos em 82 táxons foi encontrado nas áreas úmidas estudadas, nos dois anos de estudo (Tabela S2). A abundância de macroinvertebrados variou de 77 a 3.897 indivíduos e a riqueza variou de 32 a 53 táxons nas áreas úmidas durante o período estudado. A classe Insecta foi representada por 19.170 indivíduos (52,74%) distribuídos em 63 táxons (76,8%), sendo que os coleópteros foram os que apresentaram maior número de gêneros (26), com *Enochrus* sendo o mais abundante, com 311 indivíduos. A família Chironomidae foi a mais representativa, contando com 10.080 indivíduos (27,7% do total), seguida por *Hyalella* com 6.925 indivíduos (19,05%) e por Oligochaeta, com 3.569

indivíduos (9,8%).

Nas áreas úmidas do bioma Pampa foi encontrada uma riqueza total de 73 táxons e nas áreas úmidas do bioma Mata Atlântica, 76 táxons, sendo que de 82 táxons encontrados ao todo no estudo, 68 foram compartilhados pelos dois biomas. No bioma Pampa, 56 táxons foram representados pela classe Insecta (76,7%) e 17 táxons pelos demais grupos taxonômicos da comunidade de macroinvertebrados (23,3%). Em relação à abundância, as áreas úmidas do bioma Mata Atlântica apresentaram um total de 20.767 indivíduos nos dois anos de coleta (57,14%) e as áreas do bioma Pampa um total de 15.576 indivíduos representando 42,86% do total de macroinvertebrados amostrados.

Os táxons mais abundantes nas áreas úmidas do bioma Pampa nos dois anos de amostragem, foram Chironomidae com 4.745 indivíduos (13,05%), seguido de *Hyaella* (S. I. Smith, 1874) com 2.835 indivíduos (7,8%) e *Callibaetis* (Eaton, 1881) com 1.413 indivíduos (3,88% do total). Já nas áreas úmidas do bioma Mata Atlântica, o táxon mais abundante nos dois anos foi também Chironomidae com 5.335 indivíduos (14,67%), seguido de *Hyaella* com 4.090 indivíduos (11,25%) e Oligochaeta com 2.431 indivíduos (3,88%). Dentre os táxons raros, representados por apenas um indivíduo estão Palaemonidae, *Perithemes* (Odonata, Hagen, 1861), Stratiomyidae e os coleópteros *Cybister* (Curtis, 1827), *Ilybius* (Erichson, 1832), *Desmopachria* (Babington, 1841) e *Dineutus* (Macleay, 1825) nas áreas úmidas do bioma Pampa nos dois anos de estudo. Já nas áreas do bioma Mata Atlântica, os táxons representados por apenas um indivíduo no período estudado foram *Haliphus* (Latreille, 1802), Lampyridae, *Castoraeschna* e *Ischnura* (Charpentier, 1840).

Importância relativa de fatores ambientais e espaciais sobre a estrutura da comunidade de macroinvertebrados

No primeiro ano, a variação na composição da comunidade de macroinvertebrados foi explicada por fatores ambientais e espaciais nas áreas úmidas estudadas nos dois biomas ($F = 1,76$; $\text{Adj } R^2 = 0,258$; $P\text{-valor} = 0,006$). A fração puramente explicada pelas variáveis espaciais (MEM2) foi 1%. Já a fração explicada puramente por fatores ambientais foi 9,67% e incluiu a turbidez da água (NTU; 2,93%) e a estrutura de habitat (Homogêneo + profundidade) (Tabela 1).

No segundo ano, a variação na composição da comunidade de macroinvertebrados

também foi explicada por fatores ambientais e espaciais nas áreas úmidas dos dois biomas estudados ($F = 1,53$; $\text{Adj } R^2 = 0,162$; $P\text{-valor} = 0,04$). A fração puramente explicada pelas variáveis espaciais (MEM1) foi 0,6%. A fração puramente explicada pela estrutura de habitat (Homogêneo + área) foi de 8%. Em ambos os anos de coleta, o fator bioma e o fator regional “clima” não contribuíram de forma significativa para explicar a variação na composição de macroinvertebrados (Tabela 1).

Variação interanual da importância relativa dos fatores ambientais e espaciais na estrutura da comunidade de macroinvertebrados

A análise da variação interanual mostrou que a composição de macroinvertebrados foi conjuntamente explicada por contribuições puras dos preditores relacionados à variação temporal, ambientais (estrutura do habitat), bem como pela fração temporalmente estruturada das variáveis físicas e químicas da água ($F = 3,04$; $\text{Adj } R^2 = 0,211$; $P\text{-valor} = 0,001$). Os procedimentos de seleção detectaram a homogeneidade do habitat como um preditor significativo no subconjunto da estrutura do habitat e o oxigênio dissolvido no subconjunto das variáveis físicas e químicas da água (Tabela 1). A fração puramente explicada pela estrutura do habitat foi responsável por 3,68% da variação, enquanto a fração temporal pura, por 6,9%. A fração temporalmente estruturada do subconjunto de variáveis físicas e químicas da água (oxigênio dissolvido) representou 17,2% da variação na composição da comunidade de macroinvertebrados (Tabela 1; Figura 2).

Discussão

Os fatores ambientais relacionados à estrutura do habitat (profundidade, habitat homogêneo) e os fatores espaciais influenciaram a composição de macroinvertebrados nas áreas úmidas no primeiro ano de estudo. Já no segundo ano, a estrutura do habitat (turbidez, área e habitat homogêneo) influenciou significativamente a composição da comunidade de macroinvertebrados, tendo a variável espacial uma contribuição relativa menor. Em relação à análise interanual também foi observada a influência de fatores ambientais locais (oxigênio dissolvido e habitat homogêneo) e espaciais (MEM1 e MEM2) na composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos. Portanto, nossos resultados sugerem que as mudanças observadas na composição das comunidades de macroinvertebrados em cada ano

de estudo e entre os anos foram impulsionadas tanto por fatores ambientais locais como por fatores espaciais, corroborando com nossa hipótese principal.

A contribuição relativa dos fatores ambientais locais foi maior do que a contribuição dos fatores espaciais para explicar as variações na composição de macroinvertebrados nos dois anos de estudo. Esse resultado indica que os processos de nicho estão se mostrando mais determinantes na estruturação da composição de macroinvertebrados nas áreas úmidas. Estudos anteriores realizados em ecossistemas aquáticos lênticos (por exemplo, Vanschoenwinkel *et al.*, 2007; Heino & Soininen, 2010; Heino *et al.*, 2015) também demonstraram uma maior influência de fatores locais (por exemplo, variáveis físicas e químicas da água) e regionais (por exemplo, área, conectividade/proximidade) nas comunidades de macroinvertebrados (Florencio *et al.*, 2014). A variação da composição das comunidades de macroinvertebrados foi mais fortemente relacionada às características ambientais locais das áreas úmidas estudadas (variáveis físicas e químicas da água e estrutura de habitat) do que espaciais. A influência da estrutura do habitat na estruturação da composição das comunidades de macroinvertebrados aquáticos já tem sido relatada em vários estudos (Vanschoenwinkel *et al.*, 2007; Heino & Soininen, 2010; Florencio *et al.*, 2014; Heino *et al.*, 2015

Dentre as variáveis físicas e químicas da água, a turbidez influenciou a composição das comunidades de macroinvertebrados. Os efeitos da turbidez nas comunidades de macroinvertebrados são normalmente atribuídos à influência da entrada de luz (Beresford & Jones, 2010). Em ecossistemas aquáticos lênticos, a alta turbidez limita a penetração de luz e reduz a produção primária do perifíton (Steinman & McIntire, 1990), fitoplâncton (Hötzel & Croome, 1994) e macrófitas (Lloyd *et al.*, 1987). Sendo assim, variações na turbidez da água afetam indiretamente a estrutura de diferentes comunidades aquáticas, pois estas dependem da cadeia alimentar gerada pela produção primária (Wood & Armitage, 1997).

As variáveis ambientais locais também contribuíram mais para explicar a variação na composição da comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas temporárias na África do Sul (Vanschoenwinkel *et al.*, 2007), Donana National Park, Espanha (Florencio *et al.*, 2014) e no condado de Leicestershire, UK (Hill *et al.*, 2017). A importância relativa dos fatores espaciais na composição das comunidades não pode,

contudo, ser totalmente ignorada (Nekola & White 1999; Soininen *et al.*, 2007), sendo que qualquer estrutura espacial puramente detectada pode estar relacionada com a capacidade de dispersão dos indivíduos da comunidade local como foi sugerido por Heino (2013).

Mudanças no habitat e nas condições físicas e químicas da água também são responsáveis pela variabilidade das comunidades em áreas úmidas (Thompson & Townsend, 1999). Áreas úmidas com baixa profundidade, variações do nível de água e de área estiveram acompanhadas pela redução do habitat e por flutuações nas variáveis físicas e químicas da água levando assim a uma mudança na comunidade local (Hart & Finelli, 1999; Clenaghan *et al.*, 1998; Woodward *et al.*, 2002; Sanderson *et al.*, 2005). Outros estudos indicaram que a variabilidade anual nas áreas úmidas rasas pode ser considerada uma importante fonte de modificação da comunidade em sistemas subtropicais. Em muitas áreas úmidas, a principal influência da variação temporal é geralmente representada pela variação dos valores de abundância dos táxons ao invés da completa substituição de espécies (Boulton *et al.*, 1992; Miller & Golladay, 1996; Thompson & Townsend, 1999; Brooks, 2000). Sabe-se também, que as flutuações no nível da água influenciam significativamente as comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas (Burton *et al.*, 2002) já que as áreas úmidas rasas tendem a apresentar variações no seu regime hidrológico ao longo do tempo, sendo passíveis de apresentarem períodos com água e períodos sem água. Segundo Zimmer *et al.* (2000), a profundidade da área úmida afeta a presença de macrófitas, que estão associadas diretamente com a estrutura das comunidades de macroinvertebrados.

No segundo ano de coleta, o tamanho da área úmida influenciou a composição da comunidade de macroinvertebrados. Esta variável é frequentemente citada como um dos principais fatores ambientais responsáveis pela estrutura das comunidades biológicas em ecossistemas aquáticos (De Jalon *et al.*, 1996; Pease *et al.*, 2015), tendo sido relatada como fator determinante na composição da comunidade de macroinvertebrados em diversos outros estudos (Bronmark, 1985; Heino *et al.*, 2009; Hill, 2017).

A composição de macroinvertebrados também variou ao longo do tempo uma vez que a fração pura desse fator temporal foi de 6,9% e a contribuição do oxigênio dissolvido temporalmente estruturado foi de 17,2%. Além disso, a influência relativa da fração temporal pura foi maior do que da fração puramente explicada pela estrutura do habitat. Muitos estudos

demonstraram a importância do fator tempo na dinâmica e na estrutura das comunidades de macroinvertebrados aquáticos (Poff & Ward 1989; Rempel *et al.*, 1999; Bogan & Lyttle, 2007, Giam *et al.*, 2017; Cai *et al.*, 2019; Odountan *et al.*, 2019).

Dentre as variáveis locais físicas e químicas da água, o oxigênio dissolvido influenciou a composição da comunidade nos dois anos de estudo. A concentração de oxigênio tem sido relatada como um dos principais fatores ambientais locais para a fauna de macroinvertebrados em ecossistemas aquáticos (Connolly *et al.*, 2004; Acuña *et al.*, 2005; Boix *et al.*, 2010). Em nosso estudo, os níveis de oxigênio caíram para a metade nas áreas úmidas estudadas do primeiro para o segundo ano. Essa variação temporal nos níveis de oxigênio modificou a composição de macroinvertebrados, provavelmente devido à dispersão de alguns táxons em resposta à redução desse parâmetro da água, como constatado em outros estudos (por exemplo, Burnett & Stickle, 2001; Connolly *et al.*, 2004; Graeber *et al.*, 2013; Hanazato & Dodson, 1995; Pardo & Garcia, 2016). Nossos resultados sugerem que essa mudança na composição pode ter sido uma resposta comportamental ativa dos táxons de macroinvertebrados para evitar as baixas concentrações de oxigênio dissolvido (valores menores do que 5 mg/L em algumas áreas úmidas) (Burnett & Stickle, 2001; Connolly *et al.*, 2004).

Nosso estudo permitiu compreender os processos que atuam em diferentes componentes estruturantes das comunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas. Mesmo não havendo um poder explicativo alto das variáveis analisadas sobre a estruturação da composição das comunidades, nossos resultados contribuíram para o avanço na compreensão da importância relativa de diferentes preditores ambientais, espaciais e temporais na estrutura das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras do Sul do Brasil.

Conclusão

Nós esperávamos que a utilização de uma abordagem particionada aumentasse o poder de entendimento dos modelos e aprimorasse a detecção de efeitos ambientais locais e espaciais na estrutura das comunidades de macroinvertebrados aquáticos. Porém, em alguns dos procedimentos de partição da variação realizados neste estudo, uma parte da variação na composição de espécies não foi explicada, o que se mostrou recorrente em comparação a

outros estudos. Por outro lado, nossos resultados indicam que essa abordagem particionada revela diferentes padrões entre as comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas, principalmente no que diz respeito a uma diferenciação entre a importância das variáveis ambientais locais e climáticas entre os grupos. Dessa forma, enfatizamos a importância de levar em consideração as diferenças ecológicas dentro da comunidade de invertebrados aquáticos para se aprofundar mais no entendimento dos preditores sobre a estrutura de metacomunidades.

Referências

Acuña, V., Muñoz, I., Giorgi, A., Omella, M., Sabater, F., & Sabater, S. (2005). Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(4), 919-933.

Alahuhta, J. & Heino, J. (2013) Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. *Journal of Biogeography*, 40, 1572–1582.

Allan, J.D (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Ecol. Evol. Syst.* 35, 257-284.

Al-Shami, S.A., Heino, J., Che Salmah, M.R., Abu Hassan, A., Suhaila, A.H., & Madrus, M.R. (2013) Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 58(6), 1126-1137.

Anderson, M.J., & Millar, R.B. (2004) Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305(2), 191-221.

Anderson, M.L. (2007) The massive redeployment hypothesis and the functional topography of the brain. *Philosophical Psychology*, 20(2), 143-174.

Bagella, S., Gascón, S., Caria, M.C., Sala, J., Mariani, M.A., & Boix, D. (2010) Identifying key environmental factors related to plant and crustacean assemblages in Mediterranean temporary ponds. *Biodiversity and Conservation*, 19(6), 1749-1768.

Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.

Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., Thomas, S., & Moreteau, J.C. (1998) Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, 389 (1-3), 73-88.

Beresford, A. L., & Jones, J. I. (2010). Weedbeds and big bugs: the importance of scale in

detecting the influence of nutrients and predation on macroinvertebrates in plant-dominated shallow lakes. *Freshwater Biology*, 55(3), 514-530.

Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632.

Bogan, M. T., & Lytle, D. A. (2007). Seasonal flow variation allows 'time-sharing' by disparate aquatic insect communities in montane desert streams. *Freshwater Biology*, 52(2), 290-304.

Boix, D., García-Berthou, E., Gascón, S., Benejam, L., Tornés, E., Sala, J., ... & Sabater, S. (2010). Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers. *Journal of Hydrology*, 383(1-2), 135-146.

Borcard, D., & Legendre, P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological modelling*, 153(1-2), 51-68.

Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.

Borja, A., Barbone, E., Basset, A., Borgersen, G., Brkljacic, M., Elliott, M. & Neto, J. M. (2011) Response of single benthic metrics and multi-metric methods to anthropogenic pressure gradients, in five distinct European coastal and transitional ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 62(3), 499-513.

Boyero, L., Barmuta, L. A., Ratnarajah, L., Schmidt, K. & Pearson, R. G. (2012) Effects of exotic riparian vegetation on leaf breakdown by shredders: a tropical–temperate comparison. *Freshwater Science*, 31(2), 296-303.

Boyero, L. Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient? *Marine and Freshwater Research*, v. 53, n. 4, p. 753-755, 2002.

Boyero, L., Pearson, R.G., Gessner, M. O., Barmuta, L.A., Ferreira, V., Graça, M. A. & Helson, J. E. (2011) A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology letters*, 14(3), 289-294.

Boulton, A. J., & Lake, P. S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia: III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology*, 27(1), 123-138.

Boulton, A.; J. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, v. 48, n. 7, p. 1173-1185, 2003.

Brinkhurst, R.O., Marchese, M.R. (1989) Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. Santa Fé: Clímax.

- Brönmark, C. (1985). Freshwater snail diversity: effects of pond area, habitat heterogeneity and isolation. *Oecologia*, 67(1), 127-131.
- Brooks, T. (2000). Conservation biology: living on the edge. *Nature*, 403(6765), 26.
- Bumett, L. E., & Stickle, W. B. (2001). Physiological responses to hypoxia. *Coastal hypoxia: consequences for living resources and ecosystems*, 58, 101-114.
- Burton, T. M., Stricker, C. A., & Uzarski, D. G. (2002). Effects of plant community composition and exposure to wave action on invertebrate habitat use of Lake Huron coastal wetlands. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 7(3), 255-269.
- Cai, Y., Zhang, Y., Hu, Z., Deng, J., Qin, B., Yin, H., ... & Heino, J. (2019). Metacommunity ecology meets bioassessment: Assessing spatio-temporal variation in multiple facets of macroinvertebrate diversity in human-influenced large lakes. *Ecological Indicators*, 103, 713-721.
- Chadwick, M.A., Dobberfuhl, D.R., Benke, A.C., Huryn, A.D., Suberkropp, K., & Thiele, J. E. (2006) Urbanization affects stream ecosystem function by altering hydrology, chemistry, and biotic richness. *Ecological Applications*, 16(5), 1796-1807.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Clenaghan, C., Giller, P. S., O'halloran, J., & Hernan, R. (1998). Stream macroinvertebrate communities in a conifer-afforested catchment in Ireland: relationships to physico-chemical and biotic factors. *Freshwater Biology (United Kingdom)*.
- Connolly, N. M., Crossland, M. R., & Pearson, R. G. (2004). Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(2), 251-270.
- Connolly, N. M., Crossland, M. R., & Pearson, R. G. (2004). Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(2), 251-270.
- Constable, A.J. (2001) The ecosystem approach to managing fisheries: achieving conservation objectives for predators of fished species. *CCAMLR Science*, 8, 37-64.
- Corkum, L.D. (1991) Spatial patterns of macroinvertebrate distributions along rivers in eastern deciduous forest and grassland biomes. *Journal of the North American Benthological Society*, 10(4), 358-371.
- Corkum, L.D. (1992) Spatial distributional patterns of macroinvertebrates along rivers within and among biomes. *Hydrobiologia*, 239(2), 101-114.

- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, 8(11), 1175-1182.
- Cottenie, K., & De Meester, L. (2003). Connectivity and cladoceran species richness in a metacommunity of shallow lakes. *Freshwater Biology*, 48(5), 823-832.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N., & De Meester, L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84(4), 991-1000.
- Cummins, K.W., Merritt, R.W. & Andrade, P.C. (2005) The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69-89.
- De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck SAJ (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*. 15,740–747.
- Declerck, S. A., Coronel, J. S., Legendre, P., & Brendonck, L. (2011). Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. *Ecography*, 34(2), 296-305.
- De Jalon, G., D., MAYO, M., & Molles, M. C. (1996). Characterization of Spanish Pyrenean stream habitat: relationships between fish communities and their habitat. *Regulated Rivers: Research & Management*, 12(2-3), 305-316.
- Díaz, S., Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science*, 8, 463-474.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *ecological modelling*, 196(3-4), 483-493.
- Feio, M.J., Aguiar, F.C., Almeida, S.F.P., Ferreira, J., Ferreira, M.T., Elias, C.& Delmas, F. (2014) Least disturbed condition for European Mediterranean rivers. *Science of the total environment*, 476, 745-756.
- Feio, M.J., Alves, T., Boavida, M., Medeiros, A., & Graça, M.A.S. (2010) Functional indicators of stream health: a river-basin approach. *Freshwater Biology*, 55(5), 1050-1065.
- Fernandes, E., Martins, V.C., Nóbrega, C., Carvalho, C.M., Cardoso, F.A., Cardoso, S & Azeredo, J. (2014) A bacteriophage detection tool for viability assessment of Salmonella cells. *Biosensors and Bioelectronics*, 52, 239-246.
- Fernández, H.; Domínguez, E. (2001) Guía para la determinación de los artrópodos

bentónicos sudamericanos, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales, Instituto M. Lillo, Tucuman.

Florencio, M., Díaz-Paniagua, C., Gómez-Rodríguez, C., & Serrano, L. (2014). Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity*, 7(1), 4-21.

Giam, X., Chen, W., Schriever, T. A., Van Driesche, R., Muneeppeerakul, R., Lytle, D. A., & Olden, J. D. (2017). Hydrology drives seasonal variation in dryland stream macroinvertebrate communities. *Aquatic sciences*, 79(3), 705-717.

Graeber, D., Pusch, M. T., Lorenz, S., & Brauns, M. (2013). Cascading effects of flow reduction on the benthic invertebrate community in a lowland river. *Hydrobiologia*, 717(1), 147-159.

Hanazato, T., & Dodson, S. I. (1995). Synergistic effects of low oxygen concentration, predator kairomone, and a pesticide on the cladoceran *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, 40(4), 700-709.

Hart, D. D., & Finelli, C. M. (1999). Physical-biological coupling in streams: the pervasive effects of flow on benthic organisms. *Annual review of ecology and systematics*, 30(1), 363-395.

Hawkins, C.P., Cao, Y. & Roper, B. (2010) Method of predicting reference condition biota affects the performance and interpretation of ecological indices. *Freshwater Biology*, 55(5), 1066-1085.

Heino, J. (2011). A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology*, 56(9), 1703-1722.

Heino, J. (2013). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews*, 88(1), 166-178.

Heino, J., & J. Soininen. (2010) Are common species sufficient in describing turnover in aquatic metacommunities along environmental and spatial gradients? *Limnology and Oceanography*. 55, 2397–2402.

Heino, J. & Kimmo T. Tolonen. (2017) Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. *Limnology and Oceanography*, 62 (6), 2431-2444.

Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5), 845-869.

Heino, J., Virkkala, R. & Toivonen, H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity:

detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*, 84(1), 39-54.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.

Hill, M.J., J. Heino, I. Thornhill, D.B. Ryves. & P. J. Wood. (2017) Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. *Oikos*, 126,1575–1585.

Hirst, A.J. (2004) Broad-scale environmental gradients among estuarine benthic macrofaunal assemblages of south-eastern Australia: implications for monitoring estuaries. *Marine and Freshwater Research*, 55(1), 79-92.

Holyoak, M., M. A. Leibold & R. D. Holt (Eds.), 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press.

Hortal, J., Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Rodríguez, M. Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., ... & Lobo, J. M. (2011). Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, 14(8), 741-748.

Hötzel, G., & Croome, R. (1994). Long-term phytoplankton monitoring of the Darling River at Burtundy, New South Wales: Incidence and significance of cyanobacterial blooms. *Marine and Freshwater Research*, 45(5), 747-759.

Lake, P. S. et al. Species richness in streams: patterns over time, with stream size and with latitude. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen*, v. 25, n. 3, p. 1822-1826, 1994.

Lazaridou-Dimitriadou, M. (2002) Seasonal variation of the water quality of rivers and streams of eastern Mediterranean. *Web Ecology*, 3(1), 20-32.

Leão, T.C., Fonseca, C.R., Peres, C.A. & Tabarelli, M. (2014) Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology*, 28, 1349-1359.

Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012) *Numerical ecology* (24). Elsevier.

Leibold, M.A. & Miller, T.E. (2004) From metapopulations to metacommunities. In: *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations* (eds I. Hanski & O.E. Gaggiotti), pp. 133–150. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.

Li, Z., Wang, J., Meng, X., Heino, J., Sun, M., Jiang, X., & Xie, Z. (2019). Disentangling the effects of dispersal mode on the assembly of macroinvertebrate assemblages in a heterogeneous highland region. *Freshwater Science*, 38(1), 170-182.

Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., & Metacommunity Working Group. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, 26(9), 482-491.

Lopretto, E.C. & Tell, G. (1995) *Ecosistemas de aguas continentales Metodologías para su estudio*. Ediciones Sur.

Lloyd, D. S., Koenings, J. P., & Laperriere, J. D. (1987). Effects of turbidity in fresh waters of Alaska. *North American Journal of Fisheries Management*, 7(1), 18-33.

Lytle, D.A. & Poff, N. L. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in ecology & evolution*, 19(2), 94-100.

Merritt, R. W. & Cummins, K.W. (1996) An introduction to the aquatic insects of North America. Third edicion. Dubuque: Kendall-Hunt Publishing Co.

Miller, A. M., & Golladay, S. W. (1996). Effects of spates and drying on macroinvertebrate assemblages of an intermittent and a perennial prairie stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4), 670-689.

Miller, S. W. (2007) The effects of irrigation water withdrawals on macroinvertebrate community structure and life history strategies.

Minshall, G. W., Petersen, R. C., Cummins, K. W., Bott, T. L., Sedell, J. R., Cushing, C. E., & Vannote, R. L. (1983). Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological monographs*, 53(1), 1-25.

Mulholland, P. J., Fellows, C. S., Tank, J. L., Grimm, N. B., Webster, J. R., Hamilton, S. K., ... & McDowell, W. H. (2001). Inter-biome comparison of factors controlling stream metabolism. *Freshwater biology*, 46(11), 1503-1517.

Mulholland, P. J., & Hill, W. R. (1997). Seasonal patterns in streamwater nutrient and dissolved organic carbon concentrations: Separating catchment flow path and in-stream effects. *Water Resources Research*, 33(6), 1297-1306.

Muxika, I., Ibaibarriaga, L., Sáiz, J.I., & Borja, Á. (2007) Minimal sampling requirements for a precise assessment of soft-bottom macrobenthic communities, using AMBI. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 349(2), 323-333.

Nekola, J. C., & White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26(4), 867-878.

Odountan, O. H., de Bisthoven, L. J., Koudenoukpo, C. Z., & Abou, Y. (2019). Spatio-temporal variation of environmental variables and aquatic macroinvertebrate assemblages in Lake Nokoué, a RAMSAR site of Benin. *African Journal of Aquatic Science*, 1-13.

Pardo, I., & García, L. (2016). Water abstraction in small lowland streams: Unforeseen

hypoxia and anoxia effects. *Science of The Total Environment*, 568, 226-235.

Pease, A. A., Taylor, J. M., Winemiller, K. O., & King, R. S. (2015). Ecoregional, catchment, and reach-scale environmental factors shape functional-trait structure of stream fish assemblages. *Hydrobiologia*, 753(1), 265-283.

Peres-Neto, P.R. & Legendre, P. (2010). Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19(2), 174-184.

Poff, N.L et al. Sustainable water management under future uncertainty with ecoengineering decision scaling. *Nature Climate Change*, v. 6, n. 1, p. 25, 2015.

Poff, N. L., & Ward, J. V. (1989). Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 46(10), 1805-1818.

Rempel, L. L., Richardson, J. S., & Healey, M. C. (1999). Flow refugia for benthic macroinvertebrates during flooding of a large river. *Journal of the North American*.

Robertson, B.P., Savage, C., Gardner, J.P.A., Robertson, B.M., Stevenson, L.M., (2016) Rocha, D. F. S. (2017) Fauna aquática nos lagos do Jardim Botânico da Universidade do Porto.

Rocha MP, Bini LM, Siqueira T., J. Hjort, Grönroos M., M. Lindholm, ... Heino J. (2018) Prevendo ocupação e abundância por posições de nicho, amplitude de nicho e tamanho do corpo em organismos de transmissão. *Oecologia*, 186, 205-216.

Roslin, T., Hardwick, B., Novotny, V., Petry, W. K., Andrew, N. R., Asmus, A., ... & Cameron, E. K. (2017). Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, 356(6339), 742-744.

Ross H.H. (1963) Stream communities and terrestrial biomes. *Archiv für Hydrobiologie*. 59, 235-242.

Rouget, M., Cowling, R. M., Vlok, J.A.N., Thompson, M. & Balmford, A. (2006) Getting the biodiversity intactness index right: the importance of habitat degradation data. *Global Change Biology*, 12(11), 2032-2036.

Saito, V. S., J. Soininen, A. A. Fonseca-Gessner, and T. Siqueira. (2015) Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. *Journal Biogeography*, 42, 2101–2111.

Sanderson, R. A., Eyre, M. D., & Rushton, S. P. (2005). Distribution of selected macroinvertebrates in a mosaic of temporary and permanent freshwater ponds as explained by autologistic models. *Ecography*, 28(3), 355-362.

- Schemske, D. W., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Sobel, J. M., & Roy, K. (2009). Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 245-269.
- Soininen J (2016) Spatial structure in ecological communities— a quantitative analysis. *Oikos*. 125, 160–166.
- Soininen, J., Jamoneau, A., Rosebery, J., & Passy, S. I. (2016). Global patterns and drivers of species and trait composition in diatoms. *Global ecology and biogeography*, 25(8), 940-950.
- Soininen, J., McDonald, R., & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30(1), 3-12.
- Steinman, A. D., & McIntire, C. D. (1990). Recovery of lotic periphyton communities after disturbance. *Environmental Management*, 14(5), 589-604.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170.
- Thompson, R. M., & Townsend, C. R. (1999). The effect of seasonal variation on the community structure and food-web attributes of two streams: implications for food-web science. *Oikos*, 75-88.
- Turney, S., & Buddle, C. M. (2016). Pyramids of species richness: the determinants and distribution of species diversity across trophic levels. *Oikos*, 125(9), 1224-1232.
- Valença, A.P.M.C. Santos, P.J.P. (2012) Macrobenthic community for assessment of estuarine health in 651 tropical areas (Northeast Brazil): Review of macrofauna classification in ecological groups and 652 application of ATZI Marine Biotic Index. *Marine Pollution Bulletin*, 64, 1809-1820.
- Vanschoenwinkel, B., De Vries, C., Seaman, M., & Brendonck, L. (2007). The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos*, 116(8), 1255-1266.
- Villwock, J.A., Tomazelli, L.J. & Técnicas, N. (1995) Geologia costeira do Rio Grande do sul. *Notas técnicas*, 8, 1-45.
- Villwock, J. A. & Tomazelli, L. J. (2006) Planície Costeira do Rio Grande do Sul: gênese e paisagem atual. In F. G. Becker, R. A. Ramos, & L. de A. Moura (Eds.), *Biodiversidade: Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio Grande do Sul*, pp. 20–33. Brasília, DF, Brasil: Ministério do Meio Ambiente.
- Vilmi, A., Zhao, W., Picazo, F., Li, M., Heino, J., Soininen, J., & Wang, J. (2019). Ecological

processes underlying the community assembly of aquatic microscopic and macroscopic organisms under contrasting climates in the Tibetan Plateau biodiversity hotspot. *Science of The Total Environment*, 134974.

Vinson, M. R., & Hawkins, C. P. (1998). Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual review of entomology*, 43(1), 271-293.

Weatherhead, M. A. & James, M. R. (2001) Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, 462(1-3), 115-129.

Webster, J. R., Mulholland, P. J., Tank, J. L., Valett, H. M., Dodds, W. K., Peterson, B. J., ... & Grimm, N. B. (2003). Factors affecting ammonium uptake in streams—an inter-biome perspective. *Freshwater Biology*, 48(8), 1329-1352.

Wetzel, R.G. (2001) *Limnology: lake and river ecosystems*. gulf professional publishing.
Wood, P. J., & Armitage, P. D. (1997). Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental management*, 21(2), 203-217.

Woodward, F. I. & Lomas, M.R. (2004) Vegetation dynamics—simulating responses to climatic change. *Biological reviews*, 79(3), 643-670.

Woodward, G. U. Y., & Hildrew, A. G. (2002). Food web structure in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47(4), 777-798.

Yildiz, M., Köse, İ., Issa, G. & Kahraman, T. (2015) Effect of different plant oils on growth performance, fatty acid composition and flesh quality of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture research*, 46(12).

Zimmer, K. D., Hanson, M. A., & Butler, M. G. (2000). Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: a multivariate approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(1), 76-85.

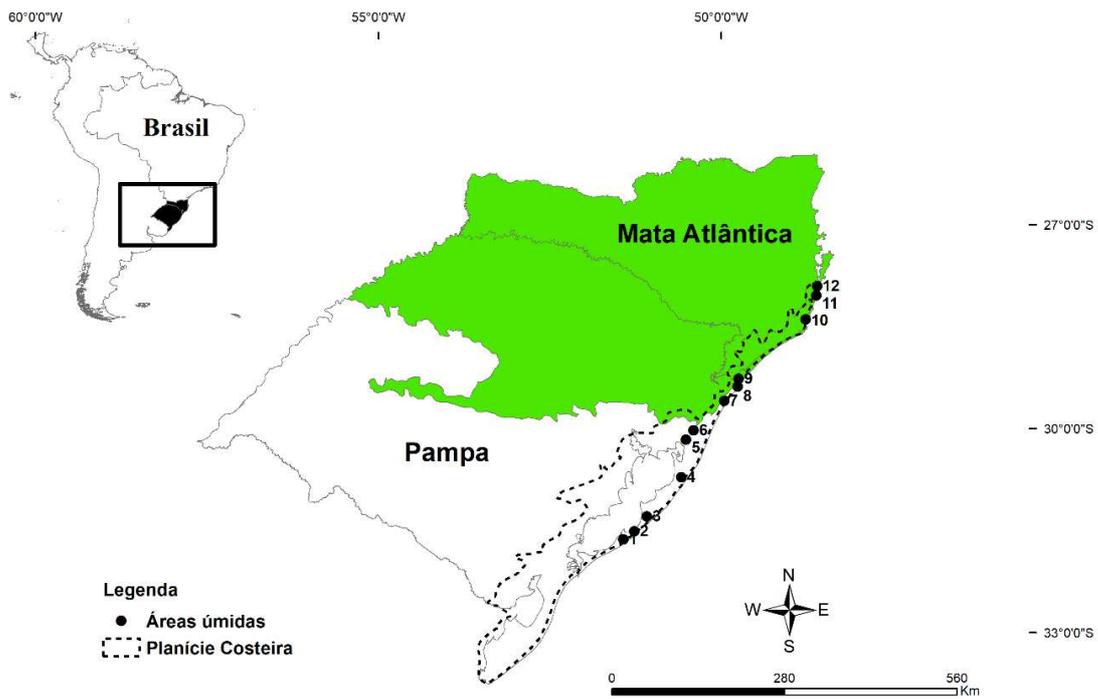


Figura 1. Localização da área de estudo e dos locais de amostragem ao longo dos biomas da Planície Costeira do Brasil.

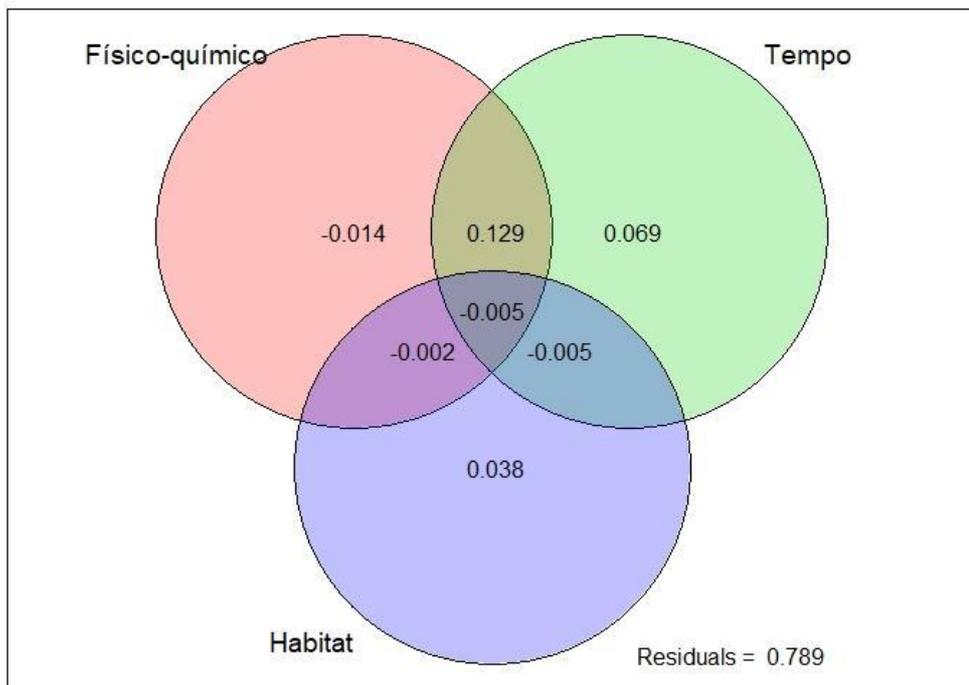


Figura 2. RDA da contribuição dos preditores referente aos dois anos combinados

Tabela 1. Modelo com variáveis ambientais selecionadas. Valores de significância ($P < 0,05$), R2 ajustado (Adj R2).

Ano	Variáveis Ambientais Selecionadas				Variáveis Espaciais		Bioma
	Variáveis Físico-químicas		Estrutura Habitat		Sel	Adj R2	Adj R2
Ano 1	Adj R2 2,93	Sel NTU	Adj R2 9,67	Sel Homogêneo + profundidade	MEM2	1	-0,009
Ano 2			8	Heterogêneo + Área	MEM1	6	-1,2
Total	-0,1	DO	3,68	Homogêneo	Tempo 6,9	Tempo + DO 17,2	-0,01

Tabela Suplementar 1. Valores brutos das variáveis ambientais medidas nas 12 áreas úmidas ao longo dos dois anos de coleta (P = Pampa; M= Mata Atlântica) ao longo dos dois anos de estudo).

Anos	Bioma	Ponto	Variáveis físicas e químicas da água								Estrutura do Habitat							
			wt	ph	ec	ntu	do	tds	Prof ≤ 50cm	Prof > 50cm	área	Veg rasteira	Veg arbórea	Homogêneo	Heterogêneo	Intermitente	Permanente	Conectividade
1	P	Pampa1	19,41	5,805	4,05	20,35	7,6	0,026	1	0	0,133	1	0	0	1	0	1	0
1	P	Pampa2	19,295	5,885	4,4	78,3	7,535	0,028	1	0	0,480	1	0	1	0	0	1	1
1	P	Pampa3	20,205	5,845	303,1	108,95	8,41	0,032	0	1	0,806	1	0	1	0	0	1	0
1	P	Pampa4	23,635	6,23	5,15	51,15	10,89	0,033	1	0	0,387	0	1	1	0	0	1	0
1	P	Pampa5	22,445	6,195	4,2	13,8	7,45	0,028	0	1	0,4	1	0	0	1	1	0	0
1	P	Pampa6	21,825	5,91	5,3	87,45	7,38	0,034	1	0	0,138	0	1	0	1	0	1	1
1	M	Mata7	23,875	5,12	10,95	181,5	5,01	0,042	1	0	0,3	0	1	1	0	1	0	0
1	M	Mata8	22,105	6,02	47,5	219,5	10,765	0,020	1	0	0,12	1	0	0	1	1	0	0
1	M	Mata9	26,395	5,335	3,6	105,85	9,025	0,023	1	0	0,07	0	1	0	1	1	0	0
1	M	Mata10	23,265	5,96	2,35	115	10,02	0,015	1	0	0,318	1	0	1	0	0	1	0
1	M	Mata11	23,43	6,145	6,35	107,8	8,38	0,025	0	1	0,245	0	1	1	0	1	0	0
1	M	Mata12	23,32	6,57	4,7	72	8,245	0,030	1	0	0,35	0	1	0	1	1	0	0
2	P	Pampa1	19,51	5,04	0,048	863	4,51	0,031	1	0	0,093	1	0	0	1	0	1	0
2	P	Pampa2	21,67	5,31	0,057	124	5,82	0,037	1	0	0,480	1	0	1	0	0	1	1
2	P	Pampa3	23,51	4,84	0,085	990	5,22	0,058	0	1	0,806	1	0	1	0	0	1	0
2	P	Pampa4	23,61	5,18	0,067	432	2,54	0,04	1	0	0,387	0	1	1	0	0	1	0
2	P	Pampa5	21,07	3,52	0,198	1000	3	0,126	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0
2	P	Pampa6	18,52	5,87	0,034	230	6,3	0,022	1	0	0,138	0	1	0	1	0	1	1
2	M	Mata7	23,6	5,1	0,031	84,3	6,3	0,02	1	0	0,15	0	1	1	0	1	0	0
2	M	Mata8	27,27	5,75	0,058	62	6,05	0,38	1	0	0,024	1	0	0	1	1	0	0
2	M	Mata9	21,85	5,46	0,06	142	4,95	0,039	1	0	0,014	0	1	0	1	1	0	0
2	M	Mata10	24,55	4,96	54,5	54,5	4,23	0,03	1	0	0,318	1	0	1	0	0	1	0
2	M	Mata11	16,65	5,42	0,07	83,9	3,88	0,045	0	1	0,171	0	1	1	0	1	0	0
2	M	Mata12	18,26	4,83	0,037	0	4,12	0,024	1	0	0,35	0	1	0	1	1	0	0

Tabela Suplementar 2. Riqueza e abundância de macroinvertebrados nos 12 pontos de coleta durante os dois anos de estudo (setembro/2015, outubro/2016). P=Pampa; MT= Mata Atlântica.

Ordem	Familia	Gênero	Pampa						Mata Atlântica					
			P	P	P	P	P	P	M	M	M	M	M	M
		Turbellaria	1	0	2	70	0	1	6	80	0	1	5	0
		Nematoda	12	91	3	219	43	135	51	63	37	0	0	1
		Oligochaeta	235	107	321	135	73	267	759	882	162	225	337	66
		Hirudinea	3	8	4	45	0	0	41	31	29	0	21	10
			5	19	1	154	5	0	22	328	108	1	65	8
	Sphaeriidae	<i>Pisidium</i>	0	27	0	0	0	0	62	26	79	0	275	110
	Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>	3	218	33	129	11	2	301	191	136	0	328	25
		<i>Drepanotrema</i>	0	0	0	13	0	0	0	56	65	0	0	1
		<i>Gundlachia</i>	7	7	0	13	0	0	59	0	2	0	73	0
	Ampullaridae	<i>Pomacea</i>	0	5	0	1	1	0	5	282	2	0	0	0
	Physidae	<i>Physa/Stenophysa</i>	0	22	0	79	4	0	5	200	53	0	1	73
	Hydracarina	<i>Helobia</i>	0	0	0	0	0	0	0	6	14	0	0	0
		Oribatidae	4	53	10	65	26	16	19	52	7	7	8	8
	Aranae	Aranae	3	1	4	4	9	10	22	10	7	15	8	21
	Anostraca	Anostraca	0	0	0	0	0	0	6	1	11	0	15	0
Conchostraca	Dogielinotidae	<i>Hyalella</i>	7	1806	83	935	4	0	1253	224	2291	0	12	310
	Palaemonidae		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Decapoda	Decapoda	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ostracoda	Ostracoda	40	366	81	282	82	13	52	266	5	87	175	70
Coleoptera	Curculionidae	<i>Lissorhoptrus</i>	14	10	12	6	9	15	23	21	22	1	11	5
	Dytiscidae	<i>Celina</i>	1	1	23	10	11	31	0	40	20	3	38	2
		Macrovellus	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	1
		Hydrovatus	5	18	3	2	1	7	22	0	17	1	14	7
		Rhantus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0

	Laccophilus	12	6	4	5	6	0	64	31	26	1	3	30	
	Bidessonotus	0	0	14	3	0	12	0	2	0	0	0	8	
	Ilybius	0	0	0	0	0	1	7	0	0	0	0	5	
	Megadytes	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
	Derovatellus	0	0	9	0	0	1	0	0	2	0	0	0	
	Cybister	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	8	4	
	Desmopachria	0	0	0	0	0	1	0	27	25	0	0	0	
Chrysomelidae	Ceratoma	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	
Elmidae	<i>Stenelmis</i>	0	0	0	3	0	1	2	0	0	9	0	0	
Gyrinidae	<i>Dineutus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Haliplidae	<i>Haliplus</i>	0	25	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	
Hydrophilidae	<i>Enochrus</i>	15	24	7	17	2	1	102	111	14	0	7	11	
	Berosus	28	5	4	18	17	49	25	6	10	18	0	10	
	Tropisternus	4	17	1	13	0	1	38	76	2	3	4	2	
	Helochares	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	5	
Lampyridae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	Derallus	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	
Noteridae	<i>Pronoterus</i>	20	7	16	5	0	1	44	1	105	0	4	26	
	Hydrocanthus	0	0	4	1	2	0	3	0	6	2	23	8	
	Suphisellus	7	0	0	0	0	0	0	7	0	15	43	3	
	Suphis	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	3	4	
Scirtidae	<i>Scirtes</i>	0	0	0	5	2	5	0	8	4	1	3	13	
Diptera	Ceratopogonidae	<i>Bezzia</i>	2	0	11	21	30	16	17	2	7	34	28	34
	Atrichopogon	0	0	0	0	26	1	1	0	4	0	1	0	
Chaoboridae	<i>Chaoborus</i>	0	0	1	0	1	2	0	0	0	3	0	1	
Chironomidae		857	313	830	321	1499	925	1526	182	504	2411	666	46	
Culicidae	<i>Culex</i>	0	1	8	4	26	1	1	0	1	9	12	2	
	<i>anopheles</i>	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Dolichopodidae		0	0	0	2	1	1	5	0	24	1	4	0	
Ephydriidae		0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	7	0	

	Stratiomyidae		0	0	0	2	0	0	1	5	0	0	1	21
		<i>Aedes</i>	3	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
	Tabanidae	<i>Tabanus</i>	0	0	4	1	0	2	0	0	0	0	3	0
	Tipulidae		0	5	8	1	16	0	1	0	5	0	7	0
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Callibaetis</i>	16	606	140	139	393	119	415	37	79	7	128	6
	Caenidae	<i>Caenis</i>	0	11	113	54	20	6	27	3	153	123	9	56
Heteroptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	4	9	31	9	38	41	47	10	37	23	19	31
	Corixidae	<i>Sigara</i>	28	71	34	67	1	10	28	51	56	1	5	4
	Gelastocoridae		6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
	Nepidae	<i>Ranatra</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	Notonectidae	<i>Buenoa</i>	0	6	3	5	1	3	7	0	20	3	0	46
	Pleidae	<i>Neoplea</i>	0	2	22	12	0	1	1	3	1	1	1	0
Lepidoptera			0	1	5	0	21	0	0	0	0	5	26	1
Odonata	Aeshnidae	<i>Anax</i>	4	0	3	0	2	6	0	0	0	0	0	3
		<i>Castoraeschna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		<i>Coryphaeschna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
		<i>Rhionaeschna</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Libellulidae	<i>Erythrodiplax</i>	29	26	56	81	201	46	75	2	16	261	245	17
		<i>Micrathyrina</i>	0	0	1	0	0	3	0	0	5	6	0	1
		<i>Perithemis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Tramea</i>	1	1	0	0	5	0	0	0	0	30	2	5
	Coenagrionidae	<i>Acanthagrion</i>	7	14	19	1	10	30	50	0	54	6	14	7
		<i>Ischnura</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
		<i>Oxyagrion</i>	0	0	0	4	5	0	0	7	46	58	19	5
		<i>Telebasis</i>	0	0	0	9	45	5	0	0	15	154	127	0
	Lestidae	<i>Lestes</i>	13	0	3	0	3	105	0	0	0	0	1	12
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i>	57	81	174	97	315	44	52	0	48	255	70	4
	Leptoceridae	<i>Oecetis</i>	7	6	10	1	0	0	0	0	0	3	0	0

4.3 Capítulo 03

Diversidade funcional de insetos aquáticos em áreas úmidas localizadas em dois biomas no Sul do Brasil

Resumo: Pesquisas em metacomunidade têm procurado entender as respostas biológicas a fatores ambientais e espaciais separando-as em grupos funcionais. Neste estudo, objetivou-se avaliar se diferentes biomas possuem diferenças significativas nas suas características ambientais físicas e químicas e se as mesmas influenciam a estrutura da vegetação e por consequência a estrutura da fauna; e também se a variação temporal pode influenciar a composição funcional dos insetos aquáticos. As comunidades de macroinvertebrados foram estudadas em 12 lagoas na Planície Costeira dos estados nos estados de SC e RS, distribuídas ao longo de um gradiente latitudinal durante dois anos (2015 e 2016). Para a categorização funcional os gêneros foram classificados quanto aos traços de voltinismo, dispersão, hábitos, grupos tróficos e tamanho máximo corporal. Avaliou-se também os efeitos relativos do ambiente, do clima e do bioma sobre a estrutura funcional da comunidade. Nosso estudo demonstrou que as diferenças na estruturação funcional de espécies entre áreas úmidas são influenciadas tanto pelas variáveis ambientais locais quanto pelas regionais e espaciais. No primeiro ano, a variação na composição funcional da comunidade foi explicada pelos fatores espaço, clima e turbidez. No segundo ano, a composição funcional foi influenciada pelo clima, pelas variáveis de habitat (hidroperíodo) e pela variável pH e na análise interanual, a composição funcional dos insetos aquáticos foi influenciada diretamente pelo modelo geral gerado pela variação interanual juntamente com as variáveis locais físicas e químicas. Os traços funcionais se mostraram distribuídos de forma semelhante tanto no bioma Pampa quanto na Mata Atlântica e o índice de Diversidade Funcional, no primeiro ano, foi marginalmente influenciada pelas variáveis climáticas e espaciais, no segundo ano, o índice de diversidade funcional foi influenciado pelo espaço e em relação a análise interanual, a diversidade funcional não apresentou nenhuma relação significativa com as variáveis ambientais e espaciais. Nossos resultados salientaram a importância de abordar as análises funcionais para determinar corretamente a magnitude que diferentes fatores podem exercer na estruturação funcional das assembleias de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras do Sul do Brasil.

Palavras-chave: diversidade funcional, filtros, funcional, macroinvertebrados.

Functional diversity of aquatic insects in wetlands located in two biomes in southern Brazil

Abstract: Research in the metacommunity has sought to understand biological responses to environmental and spatial factors by separating them into functional groups. In this study, the objective was to assess whether different biomes have significant differences in their physical and chemical environmental characteristics and whether they influence the structure of vegetation and, consequently, the structure of fauna; and also, if the temporal variation can influence the functional composition of aquatic insects. Macroinvertebrate communities were studied in 12 lagoons in the coastal plain of the states in the states of SC and RS, distributed along a latitudinal gradient over two years (2015 and 2016). For functional categorization, the genders were classified according to the characteristics of voltinism, dispersion, habits, trophic groups and maximum body size. The relative effects of the environment, climate and biome on the functional structure of the community were also evaluated. Our study demonstrated that the differences in the functional structuring of species between wetlands are influenced by both local, regional and spatial environmental variables. In the first year, the variation in the functional composition of the community was explained by the factors of space, climate and turbidity. In the second year, the functional composition was influenced by the climate, the habitat variables (hydroperiod) and the pH variable, and in the interannual analysis, the functional composition of the aquatic insects was directly influenced by the general model generated by the interannual variation together with the physical local variables. and chemical. Functional traits were shown to be similarly distributed both in the Pampa biome and in the Atlantic Forest and the Functional Diversity Index, in the first year, was marginally influenced by climatic and spatial variables, in the second year, the Functional Diversity Index was influenced by space and in relation to interannual analysis, functional diversity did not show any significant relationship with environmental and spatial variables. Our results highlighted the importance of addressing functional analyzes to correctly determine the magnitude that different factors may have in the functional structuring of aquatic macroinvertebrate assemblages in coastal wetlands in southern Brazil.

Keywords: functional diversity, filters, functional, macroinvertebrates.

Introdução

As comunidades ecológicas podem ser caracterizadas seguindo duas abordagens principais. A abordagem tradicional baseia-se na estrutura taxonômica, enquanto que uma mais recente baseia-se nas características dos traços funcionais das espécies nas comunidades ecológicas (Heino, 2008). Em relação a isso, estudos em metacomunidade têm procurado entender as respostas biológicas a fatores ambientais e espaciais separando-as em grupos funcionais (por exemplo, De Bie *et al.*, 2012; Alahuhta & Heino, 2013; Padial *et al.*, 2014; Heino *et al.*, 2017). Uma definição amplamente adotada para diversidade funcional é "o valor e a amplitude das espécies e atributos funcionais que influenciam o funcionamento do ecossistema" (Tilman, 2001; Violle *et al.*, 2007; Verberk *et al.*, 2013). Os traços podem ser considerados 'funcionais' se impactarem na aptidão dos organismos e se forem influenciados pelo ecossistema ('traços de resposta'; sensu Violle *et al.*, 2007). Portanto, a estrutura funcional das comunidades pode ser influenciada por mudanças ambientais e, conseqüentemente, abordagens baseadas em características funcionais das espécies têm sido cada vez mais usadas para prever respostas no nível de comunidade (Verberk *et al.*, 2013).

Basicamente, os traços funcionais têm sido relacionados aos processos do ecossistema (traços de efeitos) ou à estabilidade do ecossistema através da resistência e resiliência (traços de resposta). Os traços podem ser físicos (tamanho do corpo, mobilidade, dispersão), ecológicos (grupo funcional, hábito), comportamentais (período de forrageamento, voltinismo), temporais (duração do estágio larval) e relacionados à história de vida (Mayfield *et al.*, 2010). Polatera *et al.* (2000) propuseram várias características funcionais importantes para os macroinvertebrados aquáticos, incluindo tamanho corporal, características reprodutivas, mobilidade e hábitos alimentares. As características que provavelmente são mais importantes para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos incluem não apenas funções de alimentação, mas também onde e como os recursos alimentares são obtidos (Covich *et al.*, 1999).

Características funcionais são bons indicadores do efeito individual de um organismo no funcionamento do ecossistema. Uma abordagem ecológica funcional amplia as características em nível de espécie para o nível de comunidade, permitindo compreender como as comunidades biológicas respondem às mudanças ambientais (Mayfield *et al.*, 2010). Alterações nas condições ambientais após perturbações, ou diferenças locais e regionais, podem atuar como um filtro ambiental, estruturando a comunidade com espécies

funcionalmente semelhantes (Cardinale *et al.*, 2012; Fauset *et al.*, 2012).

Assumindo que as comunidades biológicas podem integrar a variabilidade espaço-temporal dos ecossistemas (Southwood, 1988), acredita-se que táxons com certas combinações de adaptações fisiológicas e ecológicas sejam selecionados pela dinâmica da comunidade local. Os macroinvertebrados, por exemplo, podem ter atributos funcionais baseados na história de vida e relacionados a estratégias e adaptações para adquirir alimentos, para resistir aos períodos de seca (Gascon *et al.*, 2009), ou possuir ciclos de vida mais curtos, desenvolvimento de diapausa e dispersão ativa ou não, dependendo do bioma local (Ruhí *et al.*, 2013; Batzer & Boix, 2016). Portanto, pesquisas recentes apontam para a ideia de que um melhor conhecimento dos traços funcionais das espécies permitirá prever melhor o impacto das mudanças ambientais nos ecossistemas (Statzner *et al.*, 2001; McGill *et al.*, 2006; Poff *et al.*, 2006; Lamanna *et al.*, 2015). No entanto, a maioria desses estudos tem sido focada em ecossistemas aquáticos lóticos (Dole'dec & Statzner 2010; Colzani *et al.*, 2013). A diversidade taxonômica de insetos aquáticos tem sido bem estudada em áreas úmidas do sul do Brasil (Stenert *et al.*, 2008; Maltchik *et al.*, 2010; Crippa *et al.*, 2013), porém, existem poucos estudos que abordem a diversidade funcional desse grupo em áreas úmidas (Ruhí *et al.*, 2012; Ruhí *et al.*, 2013; Batzer, 2013; Dalzochio *et al.*, 2015; Jianqiang Gu *et al.*, 2016; Pires *et al.*, 2017; Boelter *et al.*, 2018).

Evidências empíricas sugerem que mudanças no clima induzem respostas ecológicas estruturais (por exemplo, perda de espécies, mudanças na distribuição das espécies) e funcionais (por exemplo, fenologia, dispersão, tamanho do corpo) entre organismos (Walther *et al.*, 2002; Parmesan, 2006). Nesse sentido, as diferenças nas características morfológicas, comportamentais e fisiológicas das espécies são, portanto, comuns ao longo dos gradientes climáticos (Chapin & Chapin, 1981; Murray *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2004) (ou seja, regiões com características climáticas semelhantes devem ter organismos com características biológicas semelhantes, enquanto regiões com clima diferente devem ter organismos com características diferentes). Conseqüentemente, a composição de características e espécies deve mudar com a mudança climática (Díaz & Cabido, 1997; Mulholland *et al.*, 1997). Da mesma forma, comunidades bióticas em ecossistemas locais são limitadas por grupos de espécies em escalas maiores (Tonn, 1990; Poff, 1997). Em ecossistemas lóticos, características ambientais em escalas espaciais menores, relacionadas ao habitat físico e à química da água são geralmente importantes para a seleção de atributos funcionais em

organismos aquáticos (Johnson *et al.*, 1997; Johnson & Gage, 1997; Frissell *et al.*, 1986; Poff, 1997). Outros estudos também indicaram que a variação na composição funcional da comunidade de macroinvertebrados foi impulsionada pelo tamanho da área úmida, velocidade do fluxo de água, presença de micro-habitats e química da água (Vannote *et al.*, 1980; Lamouroux *et al.*, 2004; Finn & Poff, 2005; Heino, 2005a).

Pesquisas recentes enfatizaram que múltiplas facetas da biodiversidade (ou seja, taxonômicas, funcionais e diversidade filogenética) devem ser consideradas na avaliação das comunidades (Devictor *et al.*, 2010; Cai *et al.*, 2018; Zhang, 2018). A abordagem funcional quantificada por meio de índices de diversidade funcional pode revelar os processos de estruturação da comunidade (Mason *et al.*, 2008b, 2012). Dentro desse aspecto, o Índice de Diversidade Funcional (DF) foi definido por Tilman (2001) como a medida dos componentes da biodiversidade que influenciam o funcionamento de um ecossistema. Díaz & Cabido (2001) definiram a Diversidade Funcional como sendo valores e amplitudes de atributos funcionais dos organismos presentes em um dado ecossistema. Devido a facilidade do cálculo, o Índice de Diversidade Funcional (DF) tem sido bastante utilizado em estudos abordando a diversidade funcional com os mais variados táxons incluindo invertebrados como formigas (Bihn *et al.*, 2010) e besouros (Barragán *et al.*, 2011), plantas (Loiola *et al.*, 2010), mamíferos (Blackburn *et al.*, 2005, Carvalho *et al.*, 2010, Safi *et al.*, 2011), aves (Petchey *et al.*, 2007, Batalha *et al.*, 2010) e anfíbios (Ernst *et al.*, 2006, Strauß *et al.*, 2010).

Estudos anteriores já categorizaram índices de diversidade funcional para plantas e insetos aquáticos na região temperada (Charvet *et al.*, 2000; Poff *et al.*, 2006; Petchey & Gaston, 2006; Heino *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2018; Bruno *et al.*, 2019), porém, estudos envolvendo aspectos funcionais de insetos aquáticos na região subtropical são escassos e focados em ecossistemas aquáticos lóticos (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007; Tomanova *et al.*, 2007; Tomanova *et al.*, 2008; Saito *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2019). No Brasil, os índices de diversidade funcional foram aplicados para avaliar as comunidades de insetos aquáticos em relação a mudanças na paisagem (Colzani *et al.*, 2013), e também para compor índices multimétricos no sudeste do Brasil (Saito *et al.*, 2015). No sul do Brasil, Dalzochio *et al.* (2015) compararam a diversidade funcional de comunidades de insetos aquáticos ao longo de um gradiente de intensificação agrícola, Pires *et al.* (2017) analisaram o efeito do hidroperíodo sobre a estrutura funcional de comunidades de Odonata em áreas úmidas costeiras ao longo de um extenso gradiente latitudinal e Boelter *et al.* (2018) avaliaram os

efeitos da presença de peixes e da complexidade de habitat na estrutura taxonômica e funcional da comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas naturais.

Assumindo que diferentes biomas possuem diferenças significativas nas suas características ambientais físicas e químicas e que as mesmas influenciam a estrutura da vegetação e por consequência a estrutura da fauna; e também que a variação temporal pode influenciar a composição funcional dos insetos aquáticos (Townsend & Hildrew, 1994; Merrit & Cummins, 1996; Jacobsen, 2008; Heino, 2008; Blanchet *et al.*, 2014; Ding *et al.*, 2017), as seguintes hipóteses foram formuladas: 1) Espera-se que o clima influencie a diversidade funcional de insetos aquáticos tanto temporalmente quanto espacialmente entre os diferentes biomas uma vez que as diferenças ambientais regionais e locais podem atuar como um filtro ambiental, selecionando gêneros mais similares funcionalmente entre áreas úmidas mais próximas (Southwood, 1977; Townsend & Hildrew, 1994; Jacobsen, 2008); 2) Sabendo-se também das diferenças nas variáveis locais e regionais nos diferentes biomas, e que estas diferenças influenciam a oferta de recursos alimentares e de micro-habitats para os insetos aquáticos, espera-se que os fatores locais tenham importância relativa maior sobre o modo de obtenção de alimento dessa comunidade biológica (Merrit & Cummins, 1996); e 3) Considerando que a temperatura aumenta com a diminuição da latitude, e que isto influencia tanto o metabolismo dos insetos aquáticos quanto a disponibilidade de alimentos e de micro-habitats, (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000; & Tachet *et al.*, 2010) espera-se que haja um maior número de gerações, maior presença de agarradores e um maior tamanho corporal nas áreas úmidas localizadas em menores latitudes.

Sabendo-se também que a matriz ambiental relacionada à vegetação predominante nos biomas avaliados (matriz campestre aberta e matriz florestal fechada) atua como filtro ambiental (Hawkins *et al.*, 2000), espera-se que os grupos funcionais de insetos aquáticos predadores e coletores sejam mais frequentes e abundantes nas áreas úmidas localizadas em matriz florestal (Bioma Mata Atlântica) e que insetos aquáticos com maior capacidade de dispersão sejam mais frequentes e abundantes em áreas úmidas localizadas em matriz campestre (Bioma Pampa) (Poff, 1997; Hoeinghaus, Winemiller & Birnbaum, 2007; Blanchet *et al.*, 2014).

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi realizado na região da Planície Costeira do sul do Brasil, localizada ao longo dos estados de Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS), com extensão de cerca de 640 km e largura de ~80 km (Figura 1). O clima da região é caracterizado como subtropical úmido mesotérmico, com temperaturas médias entre 12 a 22 °C. A precipitação anual média varia entre 1.000-1.500 mm (Villwock & Tomazelli, 1995). Dois tipos principais de vegetação ocorrem na área de estudo: restinga costeira (vegetação arbustiva), localizada predominantemente na porção sul (estado do Rio Grande do Sul); e florestas ombrófilas (perenes), na porção norte (estado de Santa Catarina) (Leão *et al.*, 2014).

Delineamento amostral

Doze áreas úmidas distribuídas latitudinalmente ao longo de 520 km da extensão na Planície Costeira do RS e do sul de SC (latitudes 27°-31° S) foram selecionadas para o estudo. Conforme os limites propostos pelo IBGE (2004), seis áreas úmidas estão localizadas dentro dos limites da Mata Atlântica e seis áreas úmidas dentro dos limites do bioma Pampa (Figura 1). Áreas úmidas intermitentes com baixo impacto antrópico (uso da terra preferencialmente para pecuária) foram selecionadas para o estudo. As áreas úmidas apresentavam tamanho máximo de 1 ha e profundidade média de ~0,5 m com uma distância mínima de ~ 10 km entre si para minimizar os efeitos de autocorrelação espacial. Todas as áreas continham um ou dois tipos de habitats predominantes (vegetação emergente e/ou flutuante) (Villwock, & Tomazelli, 2006).

Amostragem de insetos aquáticos

Foram realizadas amostragens dos insetos aquáticos em dois períodos: outubro de 2015 e outubro de 2016. Em cada área úmida e período amostral, quatro amostras foram realizadas na região litorânea. Cada amostra consistiu em uma varredura de 1 m na superfície do substrato, com auxílio de uma rede entomológica aquática (frame dip-net; largura = 30 cm; malha = 250 µm). O material amostrado foi conservado em formaldeído 10%. Em laboratório, os indivíduos foram triados e identificados em estereomicroscópio até o nível de gênero (quando possível), com auxílio de bibliografia especializada (Brinkhurst & Marchese, 1989; Lopreto & Tell, 1995; Merrit & Cummins, 1996; Fernández & Domingues, 2001). Os indivíduos foram posteriormente colecionados em álcool 80% e estão depositados no Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Aquáticos da UNISINOS.

Categorização Funcional

Para a categorização funcional dos gêneros de insetos aquáticos, os atributos foram escolhidos com base nos dados publicados por Cummins et al. (2005), Poff *et al.* (2006), Tomanova & Usseglio Polatera (2007), Merritt *et al.* (2008), Ippolito *et al.* (2012) e Merritt *et al.* (2014), conforme descritos na Tabela 1. Foram utilizados traços de quatro categorias funcionais: história de vida, mobilidade, ecologia e morfologia. Os gêneros foram classificados quanto aos traços de voltinismo (história de vida), dispersão (mobilidade), hábitos de vida, grupos tróficos funcionais e tamanho máximo corporal (Tabela 1).

Amostragem das variáveis ambientais e fatores espaciais

Uma Análise de Componentes Principais (PCA; Legendre & Legendre, 1998) foi utilizada para resumir a variação nas variáveis ambientais (limnológicas e climáticas) (todas previamente padronizadas através do escore z) das áreas úmidas ao longo da planície costeira do RS. A interpretação dos resultados foi baseada nos eixos retidos usando o critério Broken-Stick (Jackson, 1993). Para resumir a variação na estrutura dos insetos aquáticos, uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foi empregada com dados de presença-ausência e o índice de dissimilaridade de Sørensen (Legendre & Legendre, 1998). Mapas para todas as variáveis ambientais e climáticas significativas foram construídos, bem como para os valores significativos de PCNM, (usando os valores dos primeiros eixos do PCoA) ao longo das 12 áreas úmidas estudadas. Para avaliar a importância relativa das variáveis ambientais locais, regionais e espaciais sobre a Diversidade Funcional (FD) da comunidade de insetos aquáticos, foram utilizadas regressões lineares múltiplas e Análise de Redundância Parcial (pRDA) (Borcard *et al.*, 1992; Legendre *et al.*, 2005). As análises foram realizadas usando toda a comunidade de insetos aquáticos e separadamente para cada grupo funcional. Antes do pRDA, foi aplicada a transformação de Hellinger nos dados de presença-ausência de cada matriz biótica (Legendre & Gallagher, 2001; Peres-Neto *et al.*, 2006; Legendre & De Cáceres, 2013). A matriz ambiental utilizada na regressão linear múltipla e no pRDA foi construída após a exclusão de variáveis redundantes usando a variância fator de inflação (VIF). O VIF é usado como um indicador de multicolinearidade entre variáveis explicativas em regressões múltiplas, em que $VIF = 1$ indica que a variável preditora em questão não está

relacionada a nenhuma outra variável preditora do modelo. Por outro lado, o VIF = 10 sugere forte colinearidade (Quinn & Keough, 2002), sendo necessária a exclusão de variáveis correlacionadas entre si (Online Resource 1, Tabela S2). Posteriormente a esse procedimento, a matriz ambiental local final conteve as variáveis oxigênio dissolvido (DO), condutividade elétrica (CE), pH, temperatura (WT) e turbidez (NTU), além de estrutura do habitat, que considerou as seguintes variáveis: (i) vegetação circundante - classificada como “herbácea” ou “arbórea” sempre que a área úmida fosse visivelmente proximal (até 50 m) para fragmentos florestais nativos; (ii) conexão física com outros ecossistemas aquáticos (variável *dummy* considerando a presença ou ausência de conexão); (iii) a cobertura do dossel das áreas localizadas em matriz florestal, ou seja, a presença ou ausência de árvores ou de vegetação herbácea ao longo do perímetro e a menos de 50 m da área úmida.

As variáveis ambientais regionais compreenderam os dados bioclimáticos obtidos a partir da base de dados WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005). O banco de dados WorldClim concentra valores de temperatura e precipitação (e variáveis derivadas) para o período entre 1960 e 1990. Foram extraídas 19 variáveis relacionadas à temperatura e à precipitação (Tabela Suplementar 1). A variação nas variáveis bioclimáticas foi sumarizada através de uma análise de componentes principais (PCA) baseada na correlação para minimizar os efeitos da colinearidade. Os primeiros três eixos da PCA explicaram 93% da variação nos dados bioclimáticos e foram utilizados como substitutos das condições climáticas na área de estudo.

Análise dos Dados

Para a análise da diversidade funcional, os gêneros de insetos aquáticos foram enquadrados em matrizes de traços (atributos) funcionais (Tabela 1 e Tabela suplementar 1). Após a obtenção da matriz de traços, a métrica Diversidade Funcional (FD), foi calculada. Os pressupostos de distribuição normal e homogeneidade de variâncias na métrica funcional foram avaliados.

As análises estatísticas foram rodadas separadamente para cada ano de amostragem e uma terceira rodada foi realizada para avaliar o efeito da variação temporal (interanual) sobre a diversidade e composição funcionais. Em cada rodada de análises foi testada a influência das variáveis locais – habitat e físicas e químicas da água, regionais climáticas e espaciais sobre a diversidade e composição funcionais. A composição funcional foi representada por

uma matriz contendo os traços funcionais dos gêneros (CWM) construída com dados de abundância transformados em logaritmo e foi representada pelos dois eixos de uma análise de ordenação de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). As análises de PERMANOVA foram baseadas em uma matriz de dissimilaridade utilizando o índice de Bray-Curtis. Os atributos funcionais da matriz CWM que apresentaram alta correlação entre si foram removidos da análise. As relações da composição funcional da comunidade de insetos aquáticos com os traços que estiveram mais associados às áreas úmidas estudadas foram visualizadas por meio do ajuste dos valores originais da matriz CWM ao diagrama NMDS.

Todas as análises foram realizadas no ambiente estatístico R (versão 3.5.1) (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2018). O índice de diversidade funcional (FD) foi gerado com a função *functcomp* do pacote FD (Laliberté *et al.*, 2014). O diagrama de ordenação (NMDS), a PERMANOVA e o ajuste das variáveis ambientais e funcionais foram realizados, respectivamente, com as funções *metaMDS*, *adonis* e *envfit* do pacote *vegan* versão 2.5-3 (Oksanen *et al.*, 2018).

Resultados

Estrutura de comunidades de insetos aquáticos

Foram registrados 19.170 indivíduos distribuídos em 63 táxons (Tabela S2), sendo que os coleópteros foram os insetos aquáticos que apresentaram maior número de gêneros (26), com *Enochrus* (Thomson, 1859), sendo o mais abundante, com 311 indivíduos seguido pelos gêneros *Pronoterus* (Sharp, 1882) com 229 indivíduos e *Berosus* (Leach, 1817) com 190 indivíduos. A família Chironomidae foi a mais representativa, contando com 10.080 indivíduos (27,7% do total), seguida por *Hyaella* (S. I. Smith 1874) com 6.925 indivíduos (19,05%) e por Oligochaeta, com 3.569 indivíduos (9,8%). *Callibaetis* (Navás 1924) (2.085 indivíduos) e *Erythrodiplax* (Rambur, 1842) (1.055 indivíduos) também foram gêneros representativos nas áreas estudadas.

No bioma Pampa, foram encontrados um total de 8.138 insetos aquáticos dentro de 56 táxons. Já nas áreas úmidas do bioma Mata Atlântica foram identificados um total de 11.032 insetos aquáticos dentro de 59 táxons, representando ao todo 57,54% do total de indivíduos encontrados nos dois anos de coleta.

Composição Funcional

Considerando a composição funcional da comunidade de insetos aquáticos, os modelos ambientais e espaciais foram parcialmente significativos para explicar a variação na composição de toda a comunidade e dos grupos funcionais separadamente (Tabelas 2, 3).

No primeiro ano, a composição funcional foi influenciada pelo espaço, clima e principalmente pela variável ambiental local turbidez ($F = 5.804$; $\text{Adj } R^2 = 0,567$; $P\text{-valor} = 0,001$), sendo que a fração puramente explicada pela turbidez foi de 34% (Figura 2). O efeito do espaço mostrou-se maior nas áreas do bioma Mata Atlântica em relação às áreas do bioma Pampa, ou seja, uma maior similaridade na composição funcional foi encontrada entre as áreas úmidas localizadas no bioma Mata Atlântica. O clima, representado pela temperatura sazonal, influenciou a composição funcional de insetos aquáticos, aumentando das áreas da Mata Atlântica para as áreas do Pampa. (Figura 3). A composição funcional dos insetos aquáticos variou entre os dois biomas estudados ($F = 5.566$; $R^2 = 0,357$; $P\text{-valor} = 0,005$) (Figura 4). Os traços funcionais mais associados às áreas úmidas da Mata Atlântica estiveram relacionados com a história de vida (voltinismo “menos de uma geração por ano”, “uma geração por ano” e “duas gerações por ano”) e com a mobilidade dos insetos aquáticos (dispersão “aero passiva” e “aquático ativo e aero passivo”), assim como o grupo funcional “predador” e “furador” e o hábito “dispersor” e “escalador” e o tamanho corporal de 1 a 2 cm. Já os traços funcionais mais associados às áreas úmidas do bioma Pampa foram voltinismo com “duas gerações por ano” a dispersão o grupo funcional “coletor detritívoro”, os hábitos “escavador”, e “nadador”, e os tamanhos corporais menores que 0,25 cm e entre 0,25 a 0,5 cm (Figura 5).

No segundo ano, a composição funcional foi influenciada pelo clima, pelas variáveis de habitat (hidroperíodo) e pela variável pH ($F = 2.720$; $\text{Adj } R^2 = 0,319$; $P\text{-valor} = 0,006$). A fração clima e hidroperíodo juntas explicaram 15% e a fração puramente explicada pelo pH foi de 7% (Figura 6). As áreas úmidas localizadas na Mata Atlântica eram predominantemente de regime hidrológico intermitente e com maiores valores de pH em comparação às áreas do bioma Pampa (Figura 7). A composição funcional não variou entre os biomas avaliados ($F = 1,900$; $R^2 = 0.159$; $P\text{-valor} = 0,078$). Os traços funcionais referentes a dispersão “aquático ativo e aero passivo” e “aquático aero e ativo”, os grupos funcionais “tritador detritívoro”, “furador”, “predador” e o tamanho corporal de 0,25 a 0,5 cm e de 4

a 8 cm estiveram relacionados às áreas do bioma Mata Atlântica. Já Os traços funcionais referentes ao voltinismo (“duas gerações por ano”), dispersão “aéreo passiva”, grupos funcionais “coletor detritívoro”, “coletor filtrador”, “predador”, o hábito “nadador” estiveram relacionados às áreas do bioma Pampa (Figura 5).

Na análise interanual, a composição funcional dos insetos aquáticos foi influenciada diretamente pelo modelo geral gerado pela variação interanual juntamente com as variáveis locais físicas e químicas ($F = 2.071$; $\text{Adj } R^2 = 0,271$; $P\text{-valor} = 0,029$), tendo a contribuição conjunta das variáveis como principal preditor (17%), seguida pela fração puramente explicada pela variação temporal (8%) (Figura 8). As variáveis temperatura, pH, turbidez, condutividade elétrica, sólidos totais dissolvidos, oxigênio dissolvido e área influenciaram a composição funcional dos insetos aquáticos nas áreas úmidas estudadas. Os valores ajustados mostraram que os traços associados às áreas do bioma Mata Atlântica foram os mesmos nos dois anos quando avaliados separadamente. Igualmente no bioma Pampa, os traços se repetiram com a inclusão dos traços dispersão “aquático ativo e aero passivo” e os tamanhos corporais de 0,5 – 1 cm, 1 – 2 cm e 2 a 4 cm.

Diversidade Funcional

No primeiro ano, a diversidade funcional (FD) foi marginalmente influenciada pelas variáveis climáticas e espaciais ($F = 3.699$; $\text{Adj } R^2 = 0.424$; $P = 0,06$ e $F = 4.335$; $\text{Adj } R^2 = 0.232$; $P = 0.06$), (Tabela 2, figura DF Bioma). A diversidade funcional variou entre as áreas úmidas dos dois biomas, sendo maior no bioma Mata Atlântica do que no bioma Pampa ($F = 9.572$; $R^2 = 0.438$; $P = 0.01$) (Figura 10).

No segundo ano, o índice de diversidade funcional foi influenciado pelo espaço ($F = 7,603$; $\text{Adj } R^2 = 0,377$; $P = 0,02$) e o efeito do bioma não foi significativo ($F = 1,373$; $\text{Adj } R^2 = 0,032$; $P = 0,268$). Em relação a análise interanual, a diversidade funcional não apresentou nenhuma relação significativa com as variáveis ambientais e espaciais ($F = 2,071$; $\text{Adj } R^2 = 0,271$; $P = 0,029$) e não variou entre os biomas estudados ($F = 1,993$; $\text{Adj } R^2 = 0,083$; $P = 0,105$).

Discussão

Nossos resultados indicaram que a estrutura funcional das comunidades de insetos aquáticos mudou entre os anos avaliados e entre as áreas úmidas localizadas nos dois biomas estudados. Padrões de diversidade funcional foram detectados ao longo do gradiente espacial,

e os efeitos mais evidentes foram causados pelas variáveis ambientais locais físicas e químicas.

Em nosso estudo, a composição funcional da comunidade foi influenciada pelo espaço, clima e turbidez (primeiro ano de coleta), clima, habitat (hidroperíodo) e pH (segundo ano de coleta) e pelo modelo geral gerado pela variação temporal juntamente com as variáveis físicas e químicas na análise interanual. Esses resultados indicam que as variáveis físicas e químicas atuaram de fato como filtro ambiental na composição funcional da comunidade de insetos aquáticos, seguidas pelo clima, espaço e habitat, apoiando nossa primeira hipótese, embora nossas previsões não tenham sido totalmente atendidas.

Sabe-se que os filtros ambientais influenciam a estrutura funcional das comunidades de macroinvertebrados em áreas úmidas (Verberk *et al.*, 2013; Ruhí *et al.*, 2013, 2014) e as diferenças ambientais entre biomas devem favorecer a seleção de características, resultando em comunidades funcionalmente menos semelhantes em termos de mecanismos. Por conta disso, mudanças nas variáveis físicas e químicas da água podem influenciar na composição das espécies que afetam a estrutura dos insetos aquáticos (Poff *et al.*, 1997, 2006). As variáveis físicas e químicas da água têm sido frequentemente citadas como fatores importantes que influenciam a estrutura da comunidade funcional de macroinvertebrados em ecossistemas lênticos (Friday, 1987; Rasmussen & Kalff, 1987; Rasmussen, 1988; Jeffries, 1991; Rodersen *et al.*, 1998; Heino, 2000, 2004, 2008). Nos trópicos, a influência de alterações hidrológicas, físicas e químicas na composição funcional de macroinvertebrados aquáticos permanece pouco conhecida. No entanto, pesquisas mais intensivas concentraram-se em investigar a interação entre a integridade do ecossistema aquático e seus componentes biológicos nas florestas boreais (Heino, 2005; Heino *et al.*, 2005; Heino *et al.*, 2009). Os presentes achados revelaram que a estruturação da composição da comunidade de macroinvertebrados em córregos na floresta tropical da Malásia foi altamente afetada por mudanças na qualidade do habitat, bem como pelas condições hidrológicas, físicas e químicas da água (Mdrawi, 2013).

O clima, também tem se mostrado influente na composição funcional de invertebrados aquáticos. Bêche *et al.* (2006) investigaram a variação sazonal de características biológicas de invertebrados aquáticos e a influência da variabilidade interanual em riachos intermitentes e perenes na região de clima mediterrâneo do norte da Califórnia. Áreas úmidas intermitentes podem apresentar alta sazonalidade e alta

variabilidade de habitat, sendo assim, a variabilidade sazonal do habitat pode influenciar a variabilidade da composição funcional das comunidades. Por exemplo, Snook & Milner (2002) descobriram que os traços biológicos em macroinvertebrados aquáticos variavam sazonalmente apenas nos habitats que sofriam forte influência climática e temporal.

A composição funcional entre os biomas também foi influenciada por variáveis físicas e químicas da água e pelo clima. Resultados similares foram encontrados para peixes (Villegger *et al.*, 2010; Teresa, 2012) assim como um aumento na diversidade e uma diferenciação nos padrões da composição funcional entre florestas e áreas campestres foi detectado por Bojsen & Barriga (2002) e Casatti *et al.* (2009), devido basicamente às diferenças climáticas e à presença de micro-habitats que causam modificações na estrutura físico-química da água e do entorno.

Assim como em outros estudos, nossos resultados também mostraram a importância de variáveis ambientais para explicar a variação nos valores da composição funcional em comunidades de insetos aquáticos em ecossistemas aquáticos (Colzani *et al.*, 2013; Heino, 2005; Roque *et al.*, 2010; Siqueira *et al.*, 2012). Nesse sentido, é importante que se conheçam as características ecológicas e comportamentais das espécies e suas interações com os fatores ambientais bióticos e abióticos para mensurar corretamente a influência dos diferentes impactos e flutuações ambientais naturais sobre a diversidade funcional das comunidades biológicas (Demars *et al.*, 2012; Heino *et al.*, 2013; Mlambo, 2014).

A diversidade funcional da comunidade de insetos aquáticos foi marginalmente influenciada pelas variáveis clima e espaço no primeiro ano de coleta, significativamente relacionada com o espaço no segundo ano e na análise interanual não apresentou nenhuma relação significativa. No geral, nossos resultados podem refletir, em parte, o possível padrão espacial não aleatório envolvendo paisagem e variáveis locais. Colzani (2013) encontrou resultados similares em suas pesquisas alegando que os impactos climáticos, geomorfológicos e antropogênicos não são distribuídos homoganeamente. Áreas úmidas inseridas em diferentes paisagens estão associadas a algumas variáveis climáticas (por exemplo, temperatura, precipitação) que são estruturadas espacialmente, resultando em um relacionamento complexo entre variáveis cuja contribuição individual para os padrões observados não é facilmente identificada. Em nosso estudo, a variação na diversidade funcional também foi explicada pelo componente clima. A contribuição das variáveis ambientais locais na explicação da variação da diversidade funcional é consistente com a

estrutura baseada no 'modelo de habitat' (Southwood, 1977; Townsend & Hildrew, 1994, Poff, 1997; Heino, 2005; Poff *et al.*, 2006). Este modelo prevê que a relação entre características biológicas e fatores ambientais é fortemente manifestada em escala local, com variáveis físicas e químicas interagindo com a estrutura do habitat para caracterizar a composição funcional das comunidades em diferentes gradientes ambientais.

Dois tipos de processos operam simultaneamente para influenciar a montagem de espécies em uma comunidade local. Os processos estocásticos incluem a dinâmica de extinção e de colonização (MacArthur & Wilson, 1967), deriva ecológica e limitação de dispersão (Hubbell, 2001). Por exemplo, uma das formas mais comuns de estocasticidade na literatura ecológica - estocasticidade ambiental - envolve flutuações ambientais imprevisíveis (incluindo eventos de perturbação) e, portanto, é modelada como imprevisível (Morris & Doak, 2002). Estes, quando associados aos efeitos prioritários (revisados em Samuels & Drake 1997; Chase, 2003; Beisner *et al.*, 2003), podem criar comunidades altamente divergentes entre localidades similares. Ou seja, quando predominam os processos estocásticos, podem surgir comunidades com alta variação de local para local na composição das espécies - criando alta diversidade (*sensu* Whittaker, 1972).

Como alternativa, processos determinísticos também operam para criar comunidades que geralmente têm pouca variação local na composição das espécies (baixa diversidade funcional) quando as condições ambientais são semelhantes. Como há menos indivíduos por localidade quando o tamanho da comunidade é menor, há uma probabilidade maior de que os processos estocásticos possam desempenhar um papel forte na estrutura funcional da comunidade, levando a aumentos na divergência composicional entre locais ambientalmente semelhantes (Vallend, 2014). Esses processos perturbam a relação entre os traços e as probabilidades de ocorrência das espécies, dificultando que os índices funcionais detectem alterações nos processos de estruturação da composição (Mason *et al.*, 2012). Eles geralmente produzem padrões nos quais comunidades em ambientes semelhantes exibem diferenças persistentes na composição das espécies (Fukami *et al.*, 2005; Ejrnæs *et al.*, 2006). Nos últimos anos, houve uma série de estudos sob processos determinísticos-estocásticos, com um consenso emergindo de que esses processos são importantes na dinâmica das comunidades. Nossos resultados ampliam esses estudos existentes de várias maneiras pois mostram que o poder do índice de diversidade funcional para detectar mudanças nos processos de montagem das comunidades é altamente dependente do contexto.

Algumas características funcionais dos gêneros de insetos aquáticos estiveram mais associadas especificamente às áreas úmidas localizadas no bioma Mata Atlântica e Pampa, sendo que essa associação foi observada nos dois anos de estudo. Traços funcionais e diversidade funcional de macroinvertebrados têm estreita relação com as variáveis ambientais. A resposta de características funcionais a gradientes ou a variáveis ambientais é geralmente estável, mesmo entre regiões biogeográficas diferentes, porque restrições ou estressores ambientais desempenham papel dominante na formação da composição de características das comunidades locais (Bonada *et al.*, 2006; Statzner & Bêche, 2010).

O tamanho corporal pode ser diretamente influenciado por fatores ecológicos, incluindo a predação seletiva, o risco de deslocamento relacionado ao tamanho por forças hidráulicas e a disponibilidade de refúgios (Woodward *et al.*, 2005; Townsend & Thompson, 2007). Também podemos esperar relações indiretas entre o tamanho do corpo e outras características biológicas, como, por exemplo, o maior tamanho das partículas de alimento (Hildrew *et al.*, 2007). Particularmente, as espécies com traços de história de vida com o tempo curto de retorno das populações após uma perturbação, como o multivoltinismo, desenvolvimento rápido, vida curta e tamanho corporal pequeno, costumam predominar em locais altamente perturbados e com pouca vegetação ao redor (Townsend & Hildrew, 1994). Em contraste, as espécies univoltinas com desenvolvimento mais lento e tendo um tamanho de corpo maior e longo período de vida, costumam ser mais abundantes nas áreas mais preservadas, cercadas de matas, mostrando uma maior dependência de ambientes estáveis com condições favoráveis (Oschmann, 1988; Townsend & Hildrew, 1994), tendo sido esse padrão encontrado em nosso estudo.

Este resultado é consistente com o conceito de 'Habitat Templet' (Townsend & Hildrew, 1994) em que as características biológicas são moldadas por fatores ambientais locais. A maioria dos estudos anteriores sobre relações traço-ambientais e traços-espaciais concentrou-se em áreas de clima temperado (Bêche *et al.*, 2006; Charvet *et al.*, 1998) e boreais (Heino, 2005). Apenas alguns estudos sobre o tema se concentraram em áreas úmidas tropicais (Colzani *et al.*, 2013; Ding, 2017). Em nosso estudo, conjecturamos que os diferentes tipos de habitats entre os biomas atuam como filtros causando limitação na dispersão, porém nossa hipótese não foi corroborada. Isso ocorreu provavelmente devido a fortes limitações de dispersão das espécies (Gomi *et al.*, 2002), à conectividade entre as áreas úmidas e à dificuldade de se estabelecer uma área real de transição entre os dois biomas.

Esses processos demonstram que espécies congênicas sempre possuem características semelhantes, causando alta consistência e estabilidade na composição funcional ao longo de gradientes geográficos, resultante de limitação de dispersão (Heino *et al.*, 2007; Stutzner *et al.*, 2004, Li, 2019).

Considerações finais

Entender a relação entre os diferentes fatores ecológicos e a caracterização da comunidade pode ser um fator chave para prever as possíveis mudanças na estrutura das comunidades e nas funções dos ecossistemas. Além disso, a importância relativa de cada conjunto de variáveis preditoras (ou seja, espacial vs. ambiental e Pampa vs. Mata atlântica) depende da faceta biológica empregada. Em nosso estudo a estruturação da composição funcional das comunidades de macroinvertebrados foi influenciada por fatores ambientais específicos de escalas locais e espaciais em áreas úmidas costeiras do sul do Brasil. Mais especificamente, as variáveis físico-químicas da água, o espaço e o clima foram os fatores predominantes que atuaram como filtro e influenciaram a composição funcional dos insetos aquáticos nos biomas estudados. Tais achados destacam a importância do estudo das características funcionais das comunidades biológicas e dos índices funcionais na análise da comunidade e na avaliação ambiental. Portanto, nosso estudo tem fortes implicações para a avaliação das funções dos ecossistemas de água doce nesta área de estudo em particular e para outras regiões em geral.

Referências

- Alahuhta, J. & Heino, J. (2013). Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. *Journal of Biogeography*, 40, 1572–1582.
- Allan, J. D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 257-284.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halffter, G., & Navarrete, D. (2011). Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS one*, 6(3).
- Batalha, M. A., Cianciaruso, M. V., & Motta-Junior, J. C. (2010). Consequences of simulated loss of open cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza & Conservação*, 8(1), 1-5.
- Batzer DP. (2013). The seemingly intractable ecological responses of invertebrates in North American wetlands: A review. *Wetlands* 33, 1-15.
- Batzer, D., & Boix, D. (2016). An introduction to freshwater wetlands and their invertebrates. In *Invertebrates in Freshwater Wetlands*, 1-23.

- Beche, L. A., Mcelravy, E. P., & Resh, V. H. (2006). Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, USA. *Freshwater Biology*, 51(1), 56-75.
- Beisner, B. E., Haydon, D. T., & Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(7), 376-382.
- Bihn, J. H., Gebauer, G., & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91(3), 782-792.
- Blackburn, T. M., Petchey, O. L., Cassey, P., & Gaston, K. J. (2005). Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology*, 86(11), 2916-2923.
- Blanchet, S., Helmus, M. R., Brosse, S., & Grenouillet, G. (2014). Regional vs local drivers of phylogenetic and species diversity in stream fish communities. *Freshwater Biology*, 59(3), 450-462.
- Boelter, T, Stenert, C, Pires, M. M, Medeiros, E. S. F, Maltchik, L. (2018). Influence of plant habitat types and the presence of fish predators on macroinvertebrate assemblages in southern Brazilian highland wetlands. *Fundamental and Applied Limnology*, 192, 65 - 77.
- Bojsen, B. H., & Barriga, R. (2002). Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, 47(11), 2246-2260.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H., Statzner, B. (2006). Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology*, 51, 495-523.
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.
- Boulton, A. J., & Lake, P. S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia: III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology*, 27(1), 123-138.
- Boulton, A. J., & Lake, P. S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia: II. Comparisons of faunal composition between habitats, rivers and years. *Freshwater Biology*, 27(1), 99-121.
- Brinkhurst, R. O.; Marchese, M. R. (1989). Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. Santa Fé: Clímax.
- Bruno, J. F., & O'Connor, M. I. (2005). Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters*, 8(10), 1048-1056.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087.

Cai, Y., Li, C & Qian, J. (2018). A multi-stage fuzzy stochastic programming method for water resources management with the consideration of ecological water demand. *Ecological Indicators*, 95, 930-938.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.

Carvalho, R. D., Cianciaruso, M. V., Trindade-Filho, J., Sagnori, M. D., & Loyola, R. D. (2010). Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Nat Conservacao*, 8(2), 171-176.

Chapin III, F. S., & Chapin, M. C. (1981). Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology*, 62(4), 1000-1009.

Charvet, S.; A. Kosmala & B. Statzner. (1998). Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrate: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv fur Hydrobiologie*, Stuttgart, 142 (4),415-432.

Charvet, S., Statzner, B., Usseglio Polatera, P. & Dumont, B. (2000). Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology*, 43, 277–296.

Chase, J. M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4), 489-498.

Colzani E, Siqueira T, Suriano M, Roque F. O. (2013). Responses of aquatic insect functional diversity to landscape changes in Atlantic forest. *Biotropica*, 45, 343-350.

Covich, A. P., Palmer, M. A., & Crowl, T. A. (1999). The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems: zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience*, 49(2), 119-127.

Crippa L, Stenert C, Maltchik L. (2013). Does the management of sandbar openings influence the macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands? A case study at Lagoa do Peixe National Park – Ramsar site. *Ocean and Coastal Management* 71, 26-32.

Cummins, K.W., Merritt, R.W. & Andrade, P.C. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69-89.

Dalzochio MS, Baldin R, Stenert C, Maltchik L. (2015). How does the management of rice in natural ponds alter aquatic insect community functional structure? *Marine and Freshwater Research* 67, 1644-1654.

De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck S. A. J (2012).

Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*. 15,740–747.

Del Fierro, E. M., Amores, E. J. P. M., & Pontillas, P. C. (2017). Impact of Invasive Species on Biodiversity in Buhisan Watershed, Cebu. In *52nd BIOTA Annual National Convention and Scientific Sessions*.

Demars, B. O., Kemp, J. L., Friberg, N., Usseglio-Polatera, P., & Harper, D. M. (2012). Linking biotopes to invertebrates in rivers: biological traits, taxonomic composition and diversity. *Ecological indicators*, 23, 301-311.

Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology letters*, 13(8), 1030-1040.

Díaz, S., Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science*, 8, 463-474.

Ding, N., Yang, W., Zhou, Y., Gonzalez-Bergonzoni, I., Zhang, J., Chen, K., ... & Wang, B. (2017). Different responses of functional traits and diversity of stream macroinvertebrates to environmental and spatial factors in the Xishuangbanna watershed of the upper Mekong River Basin, China. *Science of the Total Environment*, 574, 288-299.

Dolédec, S., Phillips, N., Scarsbrook, M., Riley, R. H., & Townsend, C. R. (2006). Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 44-60.

Dolédec S, Statzner B. (2010). Responses of freshwater biota to human disturbances: contribution of *J-NABS* to developments in ecological integrity assessments. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 286-311.

Ernst, R., Bruun, H. H., & Graae, B. J. (2006). Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timely arrival? *Ecology*, 87(5), 1225-1233.

Ernst, R., Agyei, A. C., & Roedel, M. O. (2008). A new giant species of *Arthroleptis* (Amphibia: Anura: Arthroleptidae) from the Krokosua Hills Forest Reserve, south-western Ghana. *Zootaxa*, 1697(1697), 58-68.

Fauset, S., Baker, T. R., Lewis, S. L., Feldpausch, T. R., Affum-Baffoe, K., Foli, E. G., ... & Swaine, M. D. (2012). Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. *Ecology letters*, 15(10), 1120-1129.

Fernández, H.; Domínguez, E. (2001). Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales, Instituto M. Lillo, Tucuman.

Finn, D. S., & Leroy Poff, N. (2005). Variability and convergence in benthic communities

along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams. *Freshwater Biology*, 50(2), 243-261.

Friday, L. E. (1987). The diversity of macro invertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater biology*, 18(1), 87-104.

Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E., & Hurley, M. D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental management*, 10(2), 199-214.

Fukami, J., Yonemochi, E., Yoshihashi, Y., & Terada, K. (2006). Evaluation of rapidly disintegrating tablets containing glycine and carboxymethylcellulose. *International journal of pharmaceuticals*, 310(1-2), 101-109.

Gascón, S., Boix, D., Sala, J., (2009). Are different biodiversity metrics related to the same factors? A case study from Mediterranean wetlands. *Biology and Conservation*, 142, 2602–2612.

Gasith, A., & Resh, V. H. (1999). Streams in Mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual review of ecology and systematics*, 30(1), 51-81.

Gomi, T., Sidle, R. C., Woodsmith, R. D., & Bryant, M. D. (2003). Characteristics of channel steps and reach morphology in headwater streams, southeast Alaska. *Geomorphology*, 51(1-3), 225-242.

Gotelli, N. J., & McGill, B. J. (2006). Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, 29(5), 793-800.

Hawkins, C.P.; Vinson, M.R. Weak correspondence between landscape classifications and stream invertebrate assemblages: implications for bioassessment. (2000). *Journal of the North American Benthological Society*, 19, (3), 501-517.

Heino, J. (2000). The collagen receptor integrins have distinct ligand recognition and signaling functions. *Matrix Biology*, 19(4), 319-323.

Heino, J. (2005). Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, 50(9), 1578-1587.

Heino, J. (2013). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews*, 88(1), 166-178.

Heino, J. & Kimmo T. Tolonen. (2017). Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. *Limnology and Oceanography*, 62 (6), 2431-2444.

Heino, J., Louhi, P., & Muotka, T. (2004). Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure. *Freshwater Biology*, 49(9), 1230-1239.

- Heino, J., & Mykra, H. (2008). Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology*, 33(5), 614-622.
- Heino J, Mykra H, Hamalainen H, Aroviita J, Muotka T. (2007). Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 52, 1846–1861.
- Heino, J., Tolonen, K. T., Kotanen, J., & Paasivirta, L. (2009). Indicator groups and congruence of assemblage similarity, species richness and environmental relationships in littoral macroinvertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 18(12), 3085.
- Heino, T. J., & Hentunen, T. A. (2008). Differentiation of osteoblasts and osteocytes from mesenchymal stem cells. *Current stem cell research & therapy*, 3(2), 131-145.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 25(15), 1965-1978.
- Hildrew, A. G., Raffaelli, D. G., & Edmonds-Brown, R. (Eds.). (2007). *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press.
- Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., & Birnbaum, J. S. (2007). Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34(2), 324-338.
- Hubbell, S. P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (*MPB-32*). Princeton University Press.
- Ippolito A, Todeschini R, Vighi M. (2012). Sensitivity assessment of freshwater macroinvertebrates to pesticides using biological traits. *Ecotoxicology*, 21, 336-352.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (2004). Mapa de Biomas do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro.
- Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8), 2204-2214.
- Jacobsen, J. B., & Hanley, N. (2009). Are there income effects on global willingness to pay for biodiversity conservation? *Environmental and Resource Economics*, 43(2), 137-160.
- Jacobsen, J. B., Boiesen, J. H., Thorsen, B. J., & Strange, N. (2008). What's in a name? The use of quantitative measures versus 'Iconised' species when valuing biodiversity. *Environmental and Resource Economics*, 39(3), 247-263.
- Jeffries, R., Miller, J. R., Wharton, C., & Uyeda, K. (1991). User interface evaluation in the real world: a comparison of four techniques. In *Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems*, 119-124.

Jianqiang Gu, Jing Zhou, Wilson M, Kefeng Jia, Kun Lv, Zhihong Xu. (2016). Species diversity and functional diversity of insects in Wuxijiang National Wetland Park, East China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 386-391.

Johnson, L., & Gage, S. (1997). Landscape approaches to the analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 37(1), 113-132.

Johnson, L., Richards, C., Host, G., & Arthur, J. (1997). Landscape influences on water chemistry in Midwestern stream ecosystems. *Freshwater biology*, 37(1), 193-208.

Lamanna, G., Kamoun, H., Weigand, B., Manfletti, C., Rees, A., Sender, J., ... & Steelant, J. (2015). Flashing behavior of rocket engine propellants. *Atomization and Sprays*, 25(10).

Lamouroux, N., Dolédec, S., & Gayraud, S. (2004). Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(3), 449-466.

Leão, T.C., Fonseca, C.R., Peres, C.A. & Tabarelli, M. (2014). Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology*, 28, 1349-1359.

Legendre, P. (1998). Model II regression user's guide, R edition. *R Vignette*, 14.

Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters*, 16(8), 951-963.

Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280.

Legendre, S., Giglio, E., Tarisien, M., Cassimi, A., Gervais, B., & Adoui, L. (2005). Isotopic effects in water dication fragmentation. *Journal of Physics B: Atomic, Molecular and Optical Physics*, 38(14), L233.

Li, Z., Wang, J., Liu, Z., Meng, X., Heino, J., Jiang, X., ... & Xie, Z. (2019). Different responses of taxonomic and functional structures of stream macroinvertebrate communities to local stressors and regional factors in a subtropical biodiversity hotspot. *Science of the Total Environment*, 655, 1288-1300.

Loiola, M. I. B., de Carvalho Paterno, G. B., Diniz, J. A., Calado, J. F., & de Oliveira, A. C. P. (2010). Leguminosas e seu potencial de uso em comunidades rurais de São Miguel do Gostoso-RN. *Revista Caatinga*, 23(3), 59-70.

Lopreto, E.C.; Tell, G. (1995). Ecosistemas de aguas continentales: metodologías para su estudio. Ediciones Sur, La Plata, 1, 2, 3, 1397.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *Island biogeography*. Princeton.

Mason, D. C., Schumann, G. P., Neal, J. C., Garcia-Pintado, J., & Bates, P. D. (2012). Automatic near real-time selection of flood water levels from high resolution Synthetic Aperture Radar images for assimilation into hydraulic models: A case study. *Remote Sensing*

of Environment, 124, 705-716.

Maltchik L, Rolon AS, Stenert C. (2010). Aquatic macrophyte and macroinvertebrate diversity and conservation in wetlands of the Sinos River basin. *Brazilian Journal of Biology* 70, 1179-1184.

Mason, S. J. (2008). Understanding forecast verification statistics. *Meteorological Applications: A journal of forecasting, practical applications, training techniques and modelling*, 15(1), 31-40.

Mason, N. W., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 794-806.

Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters*, 13(9), 1085-1093.

Merritt, R. W. & Cummins, K.W. (1996). An introduction to the aquatic insects of North America. Third edicion. Dubuque: Kendall-Hunt Publishing Co.

Merritt R. W, Cummins KW, Berg MB. (2008). An introduction to the aquatic insects of North America. Iowa.

Miserendino, M. L., & Masi, C. I. (2010). The effects of land use on environmental features and functional organization of macroinvertebrate communities in Patagonian low order streams. *Ecological indicators*, 10(2), 311-319.

Mlambo, M. C. (2014). Not all traits are ‘functional’: insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 23(3), 781-790.

Morris, W. F., & Doak, D. F. (2002). Quantitative conservation biology. *Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA*.

Mulholland, K., Hilton, S., Adegbola, R., Usen, S., Oparaugo, A., Omosigho, C., ... & Lahai, G. (1997). Randomised trial of Haemophilus influenzae type-b tetanus protein conjugate for prevention of pneumonia and meningitis in Gambian infants. *The Lancet*, 349(9060), 1191-1197.

Murray, C. J. L., King, G., Lopez, A. D., Tomijima, N., Krug, E. G., (2002). Armed conflict as a public health problem. *BMJ* 324, 346–349. <https://doi.org/10.1136/bmj.324.7333.346>.

Padial, J. M., Grant, T., & Frost, D. R. (2014). Corrections to “Padial et al. (2014). Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria”. *Zootaxa*, 3827(4), 599-600.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’hara, R. B., ... & Wagner, H. (2018). Package ‘vegan’ community ecology package. See <https://cran.r-project>.

org/web/packages/vegan/index.html.

Oschmann, W. (1988). Upper Kimmeridgian and Portlandian marine macrobenthic associations from southern England and northern France. *Facies*, 18(1), 49.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637-669.

Peres-Neto, P. R. (2006). A unified strategy for estimating and controlling spatial, temporal and phylogenetic autocorrelation in ecological models. *Oecologia Brasiliensis*, 10(1), 7.

Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S., & Gaston, K. J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 977-985.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.

Pires M. M, Stenert C, Maltchik L. (2017). Effects of wetland hydroperiod length on the functional structure of assemblages of Odonata. *Austral Entomology* 58, 354-360.

Poff, N. L. (1997). Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the north american Benthological society*, 16(2), 391-409.

Poff, N. L., Bledsoe, B. P., & Cuhaciyan, C. O. (2006). Hydrologic variation with land use across the contiguous United States: geomorphic and ecological consequences for stream ecosystems. *Geomorphology*, 79(3-4), 264-285.

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press.

R Development Core Team (2009). R: A language and Environment for Statistical Computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Rasmussen, J. B., & Kalff, J. (1987). Empirical models for zoobenthic biomass in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(5), 990-1001.

Rasmussen, J., & Vicente, K. J. (1989). Coping with human errors through system design: implications for ecological interface design. *International Journal of Man-Machine Studies*, 31(5), 517-534.

Rawi, C. S. M., Al-Shami, S. A., Madrus, M. R., & Ahmad, A. H. (2013). Local effects of forest fragmentation on diversity of aquatic insects in tropical forest streams: implications for biological conservation. *Aquatic Ecology*, 47(1), 75-85.

Rocha, F. C. D., Casatti, L., Carvalho, F. R., & Silva, A. M. D. (2009). Fish assemblages in stream stretches occupied by cattail (Typhaceae, Angiospermae) stands in Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7(2), 241-250.

Roque, A. D. A., Rocha, R. D. M., & Loiola, M. I. B. (2010). Uso e diversidade de plantas medicinais da Caatinga na comunidade rural de Laginhas, município de Caicó, Rio Grande do Norte (nordeste do Brasil). *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, 12(1), 31-42.

Ruhí A, Boix D, Gascón S, Sala J, Batzer, D. P. (2013). Functional and phylogenetic relatedness in temporary wetland invertebrates: Current macroecological patterns and implications for future climatic change scenarios. *Plos One*, 8,1-14.

Ruhí, A., & Batzer, D. P. (2014). Assessing congruence and surrogacy among wetland macroinvertebrate taxa towards efficiently measuring biodiversity. *Wetlands*, 34(6), 1061-1071.

Ruhí A, Herrmann J, Gascón S, Sala J, Boix D. (2012). How do early successional patterns in man-made wetlands differ between cold temperate and Mediterranean regions? *Limnologica*, 42,328-339.

Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K., & Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1577), 2536-2544.

Saito, V. S., Soininen, J., Fonseca-Gessner, A. A., & Siqueira, T. (2015). Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. *Journal of Biogeography*, 42(11), 2101-2111.

Samuels, C. L., & Drake, J. A. (1997). Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(11), 427-432.

Siqueira, T., Bini, L. M., Roque, F. O., Marques Couceiro, S. R., Trivinho-Strixino, S., & Cottenie, K. (2012). Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35(2), 183-192.

Snook, D. L., & Milner, A. M. (2002). Biological traits of macroinvertebrates and hydraulic conditions in a glacier-fed catchment (French Pyrenees). *Archiv für Hydrobiologie*, 245-271.

Southwood, T. R. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of animal ecology*, 46(2), 337-365.

Southwood, T. R. E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 3-18.

Stanley, H. E., Buldyrev, S. V., Goldberger, A. L., Goldberger, Z. D., Havlin, S., Mantegna, R. N., ... & Simons, M. (1994). Statistical mechanics in biology: how ubiquitous are long-range correlations? *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 205(1-3), 214-253.

Statzner, B., & Beche, L. A. (2010). Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, 55, 80-119.

Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S., & Usseglio-Polatera, P. (2001). Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, 2(1), 73-85.

Statzner, B., Dolédec, S., & Hugueny, B. (2004). Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, 27(4), 470-488.

Strauß, A., Randrianiaina, R. D., Vences, M., & Glos, J. (2013). Species distribution and assembly patterns of frog larvae in rainforest streams of Madagascar. *Hydrobiologia*, 702(1), 27-43.

Stenert, C, Bacca R. C, Mostardeiro, C. C, Maltchik, L. (2008). Environmental predictors of macroinvertebrate communities in coastal wetlands of southern Brazil. *Marine and Freshwater Research*, 59, 540-548.

Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie* (Vol. 15). Paris: CNRS éditions.

Teresa, F. B., & Casatti, L. (2012). Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(3), 433-442.

Thompson, R., & Townsend, C. (2006). A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 476-484.

Thuiller, W. (2004). Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10(12), 2020-2027.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., ... & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292(5515), 281-284.

Tomanova, S., & Usseglio-Polatera, P. (2007). Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 170(3), 243-255.

Tomanova, S., & Usseglio-Polatera, P. (2007). Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 170(3), 243-255.

Tomanova, S., Moya, N., & Oberdorff, T. (2008). Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River research and applications*, 24(9), 1230-1239.

Tonn, W. M., Magnuson, J. J., Rask, M., & Toivonen, J. (1990). Intercontinental comparison

of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *The American Naturalist*, 136(3), 345-375.

Townsend, C. R., & Hildrew, A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater biology*, 31(3), 265-275.

Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., & Tachet, H. (2000). Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 43(2), 175-205.

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(1), 130-137.

Vellend, M., Srivastava, D. S., Anderson, K. M., Brown, C. D., Jankowski, J. E., Kleynhans, E. J., ... & Myers-Smith, I. H. (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123(12), 1420-1430.

Verberk W. C. E. P, Sommer U, Davidson, R. L, Viant, M. R. (2013). Anaerobic metabolism at thermal extremes: a metabolomic test of the oxygen limitation hypothesis in an aquatic insect. *Integr Comp Biol*, 53,609-19.

Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications*, 20(6), 1512-1522.

Villwock, J.A., Tomazelli, L.J. & Técnicas, N. (1995). Geologia costeira do Rio Grande do sul. *Notas técnicas*, 8, 1-45.

Villwock, J. A. & Tomazelli, L. J. (2006). Planície Costeira do Rio Grande do Sul: gênese e paisagem atual. In F. G. Becker, R. A. Ramos, & L. de A. Moura (Eds.), *Biodiversidade; Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio Grande do Sul*, pp. 20–33. Brasília, DF, Brasil: Ministério do Meio Ambiente.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.

Walther, J. B., & Parks, M. R. (2002). Cues filtered out; cues filtered in. *Handbook of interpersonal communication*, 3, 529-563.

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.

Woodward, G. U. Y. (2009). Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology*, 54(10), 2171-2187.

Zhang, H., Yao, H., Hou, J., Zhu, J., Zhang, J., Li, W., ... & Hou, J. (2018). Over 14% efficiency in organic solar cells enabled by chlorinated nonfullerene small-molecule

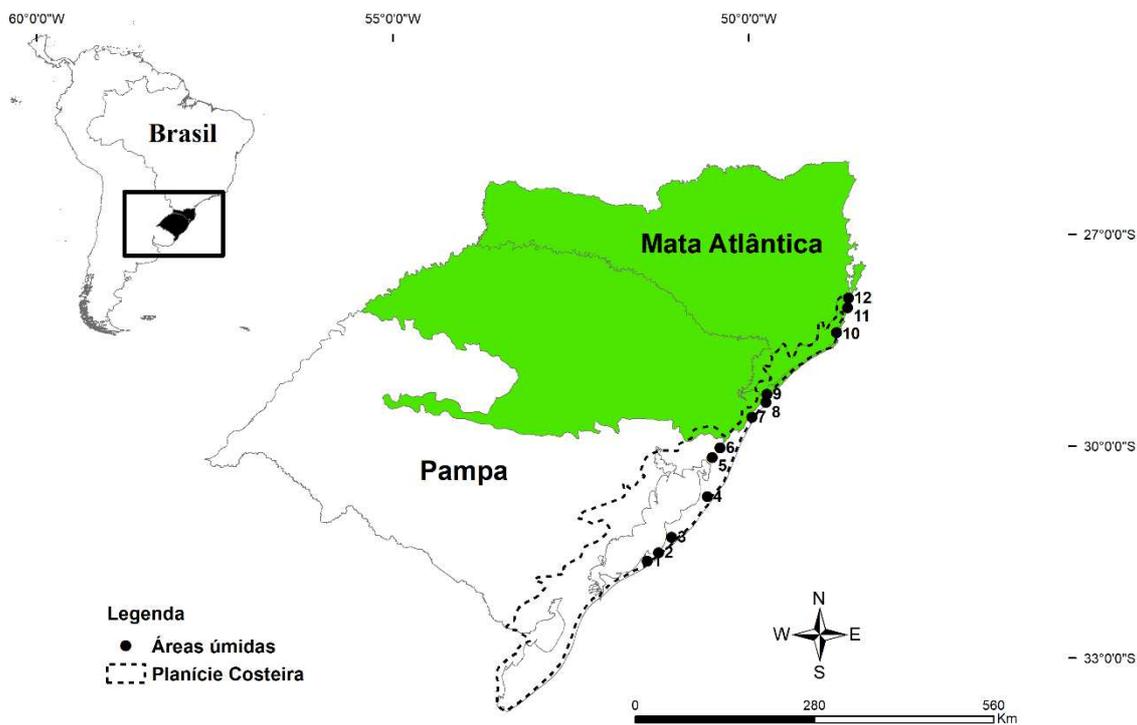


Figura 1. Localização da área de estudo e dos locais de amostragem ao longo dos biomas da Planície Costeira do Brasil.

Tabela 1. Características funcionais de insetos aquáticos em áreas úmidas com e sem colônias de nidificação de aves aquáticas no sul do Brasil.

	Traço	Estado	Código		
História de Vida	Voltinismo	< 1 geração por ano	1		
		1 geração por ano	2		
		2 gerações por ano	3		
Mobilidade	Dispersão	Aquático ativo	1		
		Aquático passivo	2		
		Aéreo ativo	3		
		Aéreo passivo	4		
		Aquático e Aéreo ativo	5		
		Aquático e Aéreo passivo	6		
		Aquático ativo e Aéreo passivo	7		
		Aquático passivo e Aéreo ativo	8		
		Coletor-detrítivo - Collector-gatherer	1		
		Coletor-filtrador - Collector-Filterer	2		
Ecologia	Grupo Funcional	Triturador-herbívoro - Herbivore Shredder	3		
		Triturador-detrítivo - Detritivore Shredder	4		
		Raspador mineral - Mineral Scraper	5		
		Raspador orgânico - Organic Scraper	6		
		Furador - Piercer	7		
		Predador - Engulfer	8		
		Escavadores - Burrow	1		
		Escaladores - Climb	2		
		Hábito	Hábito	Dispersores - Sprawl	3
				Agarradores - Cling	4
Nadadores - Swim	5				
Patinadores - Skate	6				
< 0,25 cm	1				
0,25 – 0,5 cm	2				
Morfologia	Tamanho máximo	0,5 – 1 cm	3		
		1 – 2 cm	4		
		2 - 4 cm	5		
		4 - 8 cm	6		
		> 8 cm	7		

Tabela 2. Modelo para composição funcional (CWM) com variáveis ambientais selecionadas. Valores de significância ($P < 0,05$), R2 ajustado (Adj R2).

Variáveis Ambientais Selecionadas				Variáveis Espaciais			Bioma	
Ano	Variáveis Físico-químicas	Clima	Estrutura Habitat					
	Sel	Sel	Sel	Sel	Adj R2	pGlobal [S]	Adj R2	pGlobal [S]
Ano 1	NTU	Bio4		MEM2	0,567	0,001	0,357	0,005
Ano 2	NTU, pH	Bio4	Intermitente		0,319	0,006		
Interanual	Temp, pH, NTU, DO, EC, TDS		Área	Ano	0,271	0,029		

Tabela 3. Modelo para Diversidade Funcional (FD) com variáveis ambientais selecionadas. Valores de significância ($P < 0,05$), R2 ajustado (Adj R2).

Variáveis Ambientais Selecionadas				Variáveis Espaciais			Bioma	
Ano	Clima							
	Sel	Adj R2	pGlobal [S]	Sel	Adj R2	pGlobal [S]	Adj R2	pGlobal [S]
Ano 1	Bio4	0,424	0,061	MEM2	0,232	0,063	0,438	0,011
Ano 2				MEM1	0,375	0,020		
Interanual								

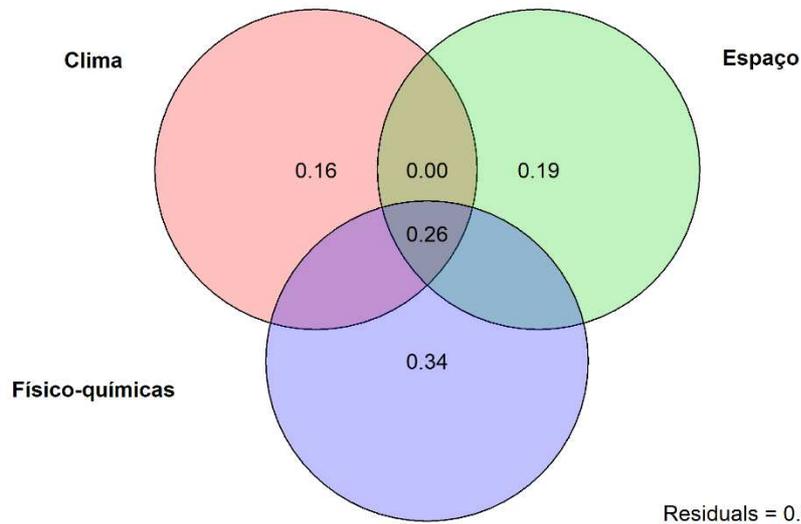


Figura 2 - RDA da contribuição dos preditores referente ao primeiro ano de coleta

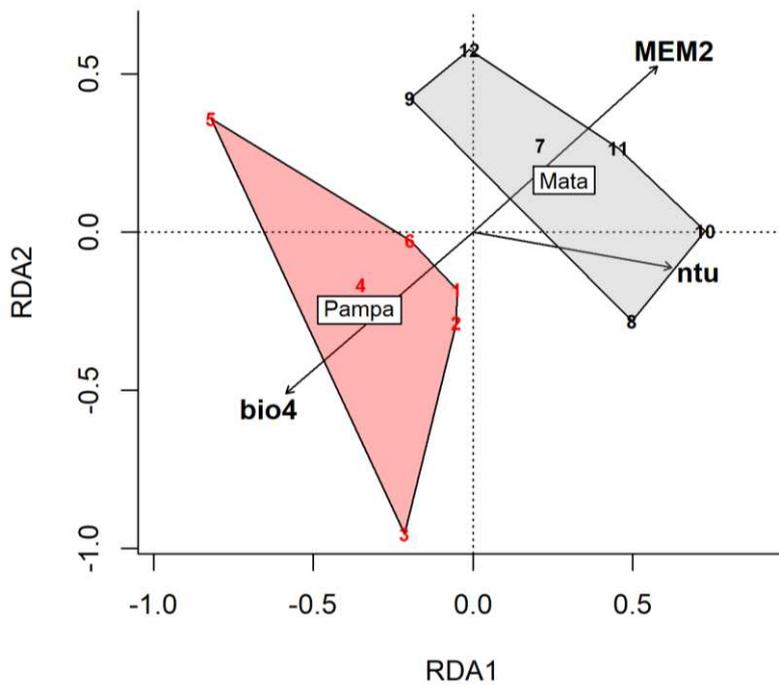


Figura 3 – Valores ajustados do CWM para cada variável ambiental no gráfico não-métrico de dimensionamento multidimensional (NMDS) da composição funcional de insetos aquáticos, referentes ao primeiro ano de coleta, em dois biomas no Sul do Brasil (MEM2 – espaço, bio 4 – temperatura e NTU- turbidez).

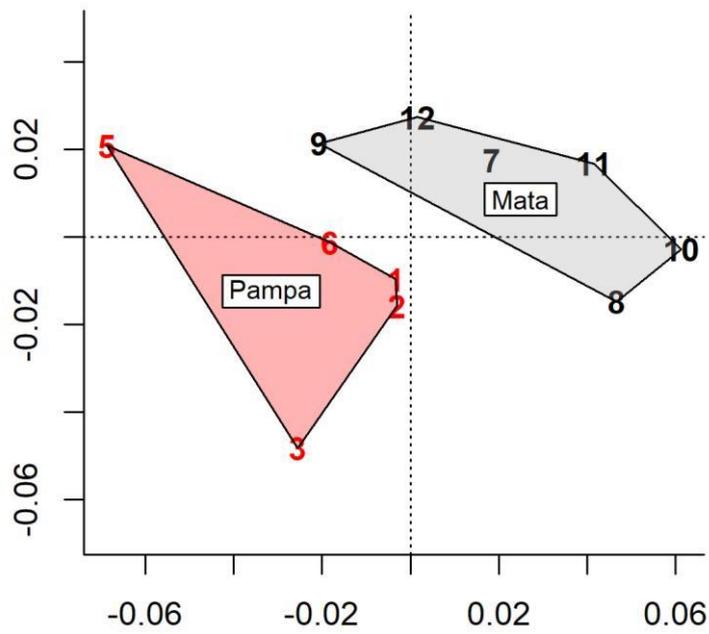


Figura 4 - Valores ajustados do CWM – PcoA, referente ao primeiro ano de coleta para composição funcional de insetos aquáticos em dois biomas no Sul do Brasil.

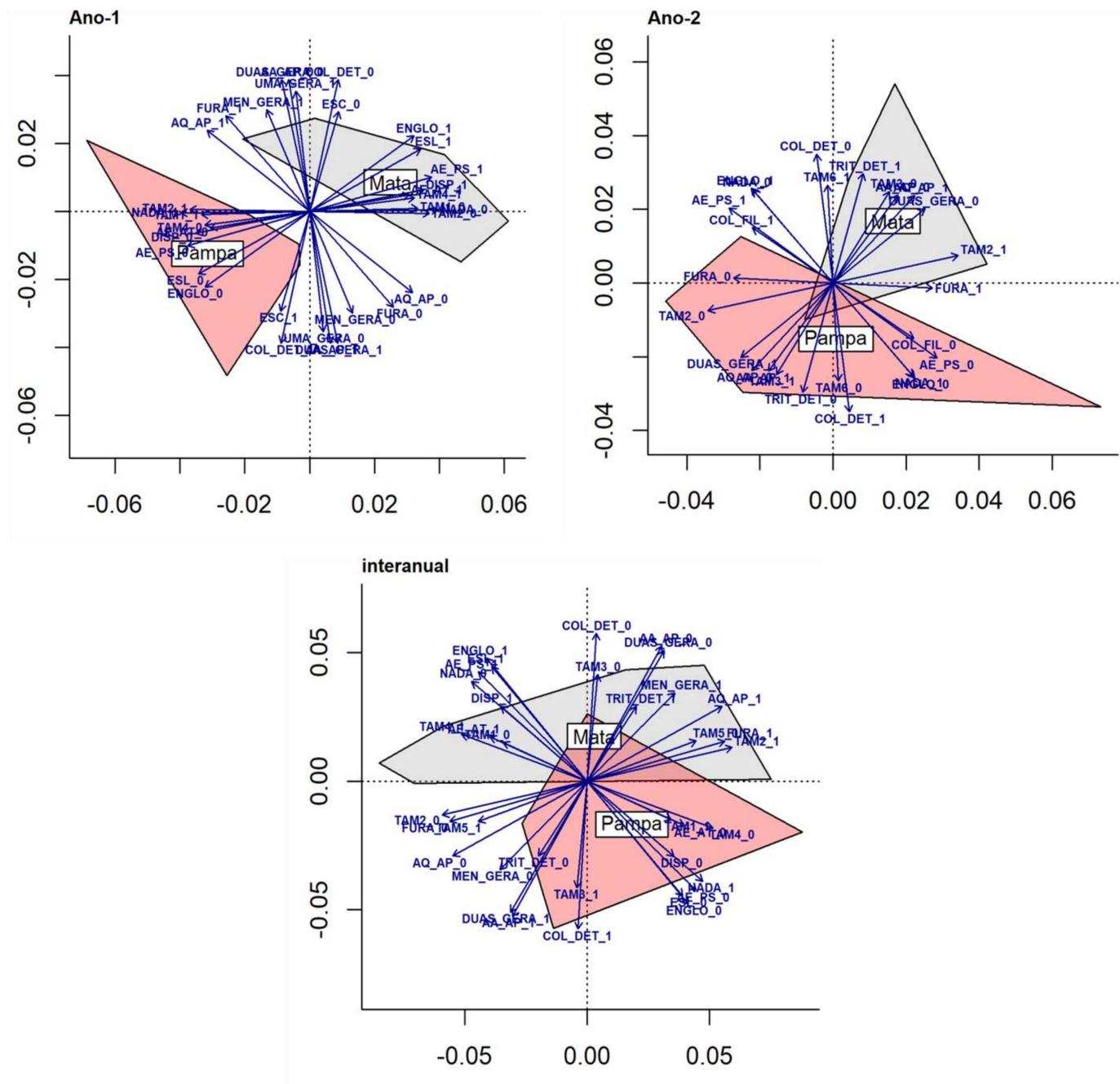


Figura 5 – NMDS referente a diferenciação dos traços funcionais entre os dois biomas estudados nos três períodos estudados (primeiro, segundo ano de coleta e interanual). Voltinismo: MEN_GERA = menos de uma geração/ano, UMA_GERA = uma geração/ano, DUAS_GERA = duas gerações/ano. Dispersão: AQ_AP = aquático aero passivo, AQ_AA = aquático e aéreo ativo, AA_AP = aquático ativo e aéreo passivo, AE_PS = aero passivo, AE_AT = aero ativo. Grupo funcional: DET = coletor detritívoro, FURA = furador, ENGLO = predador, COL_DET = coletor detritívoro, COL_FIL = coletor filtrador, TRIT_DET= triturador detritívoro. Hábito: ESC = escavador, ESL = escalador, NAD = nadador, DIS = dispersor. Tamanho máximo: TAM2 = 0,25 – 0,5 cm, TAM3 = 0,5 – 1 cm, TAM4 = 1 – 2 cm, TAM5 = 2 - 4 cm, TAM6 = 4 - 8 cm.

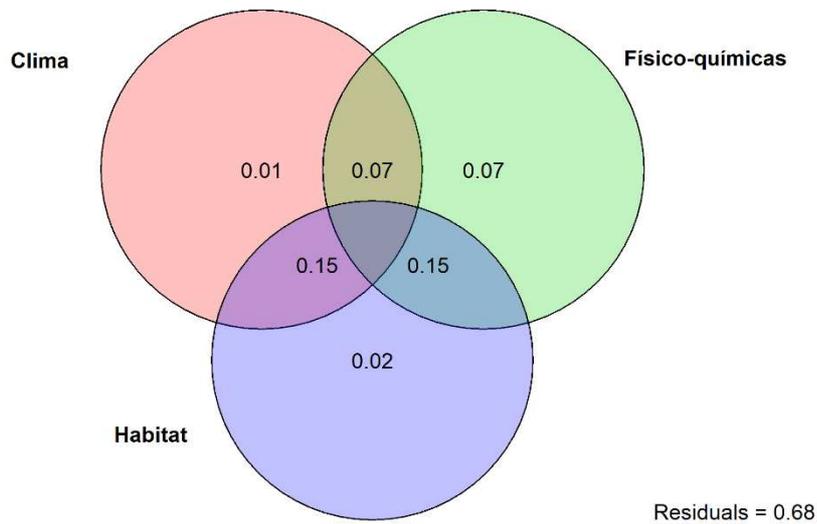


Figura 6 - RDA da contribuição dos preditores referente ao segundo ano de coleta

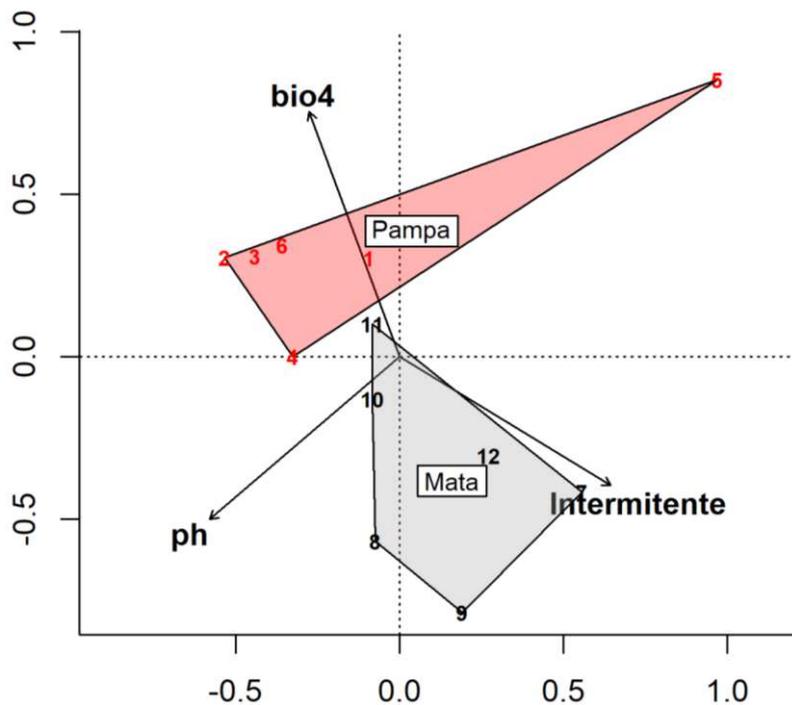


Figura 7 - Valores ajustados do CWM para cada variável ambiental no gráfico não-métrico de dimensionamento multidimensional (NMDS) da composição funcional de insetos aquáticos, referente ao segundo ano de coleta, em dois biomas no Sul do Brasil (bio 4 – temperatura sazonal e pH – pH, Intermittente - hidroperíodo).

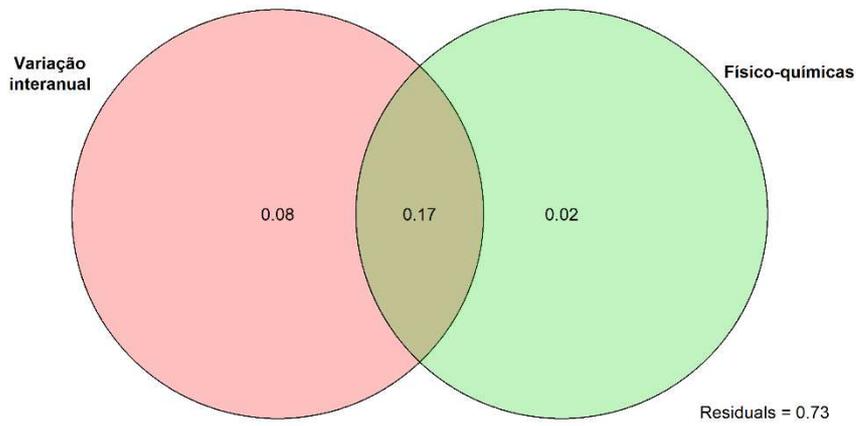


Figura 8 - RDA da contribuição dos preditores referente à análise interanual

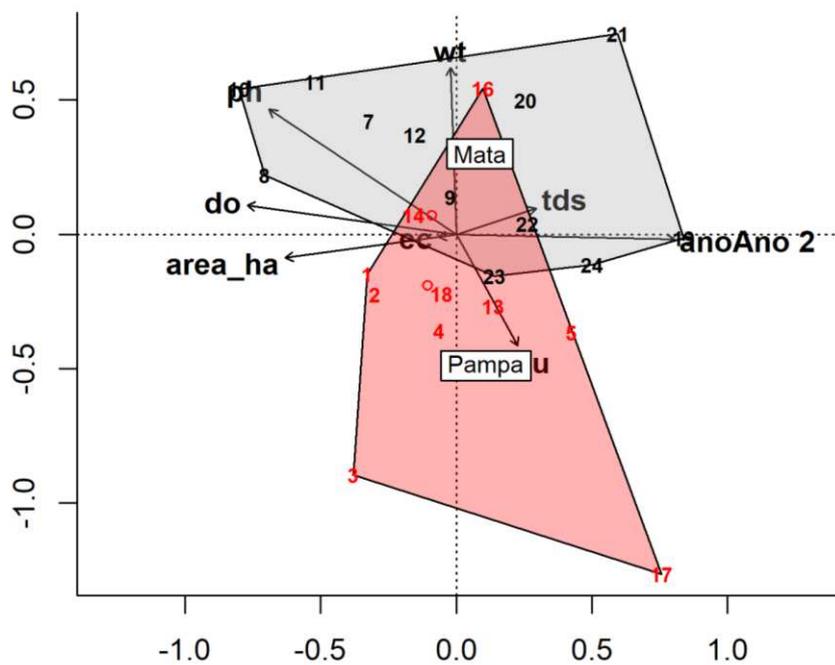


Figura 9 – Valores ajustados do CWM para cada variável ambiental no gráfico não-métrico de dimensionamento multidimensional (NMDS) da composição funcional de insetos aquáticos, referentes a coleta interanual, em dois biomas no Sul do Brasil (ph – pH, do – oxigênio dissolvido, área_ha – tamanho da área, wt – temperatura, tds – sólidos totais dissolvidos).

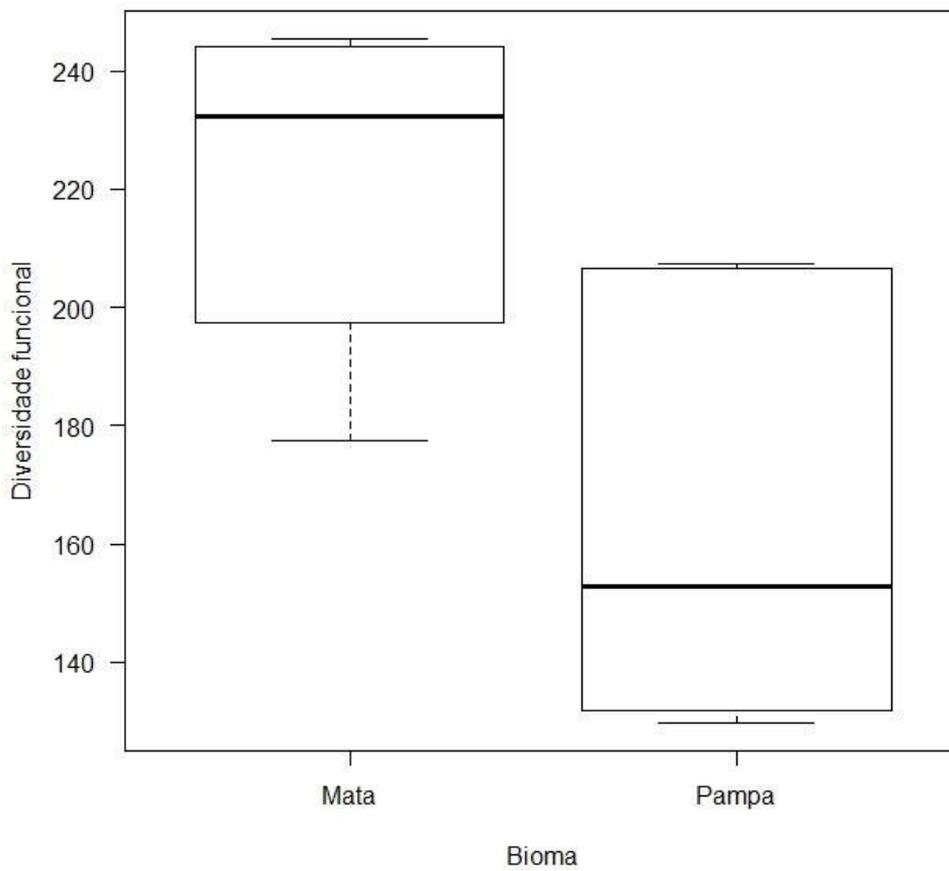


Figura 10 - Boxplot de valores de diversidade funcional (FD), referente ao primeiro ano de coleta, calculados para todas as características entre os dois biomas estudados.

Tabela Suplementar 1. valores brutos das variáveis ambientais medidas nas 12 áreas úmidas ao longo dos dois anos de coleta (P = Pampa; M= Mata Atlântica) ao longo dos dois anos de estudo).

Anos	Bioma	Ponto	Variáveis físicas e químicas da água								Estrutura do Habitat							
			wt	ph	ec	ntu	do	tds	Prof ≤ 50cm	Prof > 50cm	área	Veg rasteira	Veg arbórea	Homogêneo	Heterogêneo	Intermitente	Permanente	Conectividade
1	P	Pampa1	19,41	5,805	4,05	20,35	7,6	0,026	1	0	0,133	1	0	0	1	0	1	0
1	P	Pampa2	19,295	5,885	4,4	78,3	7,535	0,028	1	0	0,480	1	0	1	0	0	1	1
1	P	Pampa3	20,205	5,845	303,1	108,95	8,41	0,032	0	1	0,806	1	0	1	0	0	1	0
1	P	Pampa4	23,635	6,23	5,15	51,15	10,89	0,033	1	0	0,387	0	1	1	0	0	1	0
1	P	Pampa5	22,445	6,195	4,2	13,8	7,45	0,028	0	1	0,4	1	0	0	1	1	0	0
1	P	Pampa6	21,825	5,91	5,3	87,45	7,38	0,034	1	0	0,138	0	1	0	1	0	1	1
1	M	Mata7	23,875	5,12	10,95	181,5	5,01	0,042	1	0	0,3	0	1	1	0	1	0	0
1	M	Mata8	22,105	6,02	47,5	219,5	10,765	0,020	1	0	0,12	1	0	0	1	1	0	0
1	M	Mata9	26,395	5,335	3,6	105,85	9,025	0,023	1	0	0,07	0	1	0	1	1	0	0
1	M	Mata10	23,265	5,96	2,35	115	10,02	0,015	1	0	0,318	1	0	1	0	0	1	0
1	M	Mata11	23,43	6,145	6,35	107,8	8,38	0,025	0	1	0,245	0	1	1	0	1	0	0
1	M	Mata12	23,32	6,57	4,7	72	8,245	0,030	1	0	0,35	0	1	0	1	1	0	0
2	P	Pampa1	19,51	5,04	0,048	863	4,51	0,031	1	0	0,093	1	0	0	1	0	1	0
2	P	Pampa2	21,67	5,31	0,057	124	5,82	0,037	1	0	0,480	1	0	1	0	0	1	1
2	P	Pampa3	23,51	4,84	0,085	990	5,22	0,058	0	1	0,806	1	0	1	0	0	1	0
2	P	Pampa4	23,61	5,18	0,067	432	2,54	0,04	1	0	0,387	0	1	1	0	0	1	0
2	P	Pampa5	21,07	3,52	0,198	1000	3	0,126	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0
2	P	Pampa6	18,52	5,87	0,034	230	6,3	0,022	1	0	0,138	0	1	0	1	0	1	1
2	M	Mata7	23,6	5,1	0,031	84,3	6,3	0,02	1	0	0,15	0	1	1	0	1	0	0
2	M	Mata8	27,27	5,75	0,058	62	6,05	0,38	1	0	0,024	1	0	0	1	1	0	0
2	M	Mata9	21,85	5,46	0,06	142	4,95	0,039	1	0	0,014	0	1	0	1	1	0	0
2	M	Mata10	24,55	4,96	54,5	54,5	4,23	0,03	1	0	0,318	1	0	1	0	0	1	0
2	M	Mata11	16,65	5,42	0,07	83,9	3,88	0,045	0	1	0,171	0	1	1	0	1	0	0
2	M	Mata12	18,26	4,83	0,037	0	4,12	0,024	1	0	0,35	0	1	0	1	1	0	0

Tabela Suplementar 2. Riqueza e abundância de macroinvertebrados nos 12 pontos de coleta durante os dois anos de estudo (setembro/2015, outubro/2016). P=Pampa; MT= Mata Atlântica.

Ordem	Familia	Gênero	Pampa						Mata Atlântica					
			P	P	P	P	P	P	M	M	M	M	M	M
		Turbellaria	1	0	2	70	0	1	6	80	0	1	5	0
		Nematoda	12	91	3	219	43	135	51	63	37	0	0	1
		Oligochaeta	235	107	321	135	73	267	759	882	162	225	337	66
		Hirudinea	3	8	4	45	0	0	41	31	29	0	21	10
			5	19	1	154	5	0	22	328	108	1	65	8
	Sphaeriidae	<i>Pisidium</i>	0	27	0	0	0	0	62	26	79	0	275	110
	Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>	3	218	33	129	11	2	301	191	136	0	328	25
		<i>Drepanotrema</i>	0	0	0	13	0	0	0	56	65	0	0	1
		<i>Gundlachia</i>	7	7	0	13	0	0	59	0	2	0	73	0
	Ampullaridae	<i>Pomacea</i>	0	5	0	1	1	0	5	282	2	0	0	0
	Physidae	<i>Physa/Stenophysa</i>	0	22	0	79	4	0	5	200	53	0	1	73
	Hydracarina	<i>Helobia</i>	0	0	0	0	0	0	0	6	14	0	0	0
		Oribatidae		4	53	10	65	26	16	19	52	7	7	8
	Aranae	Aranae	3	1	4	4	9	10	22	10	7	15	8	21
	Anostraca	Anostraca	0	0	0	0	0	0	6	1	11	0	15	0
Conchostraca	Dogielinotidae	<i>Hyaella</i>	7	1806	83	935	4	0	1253	224	2291	0	12	310
	Palaemonidae		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Decapoda	Decapoda	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ostracoda	Ostracoda	40	366	81	282	82	13	52	266	5	87	175	70
Coleoptera	Curculionidae	<i>Lissorhoptrus</i>	14	10	12	6	9	15	23	21	22	1	11	5
	Dytiscidae	<i>Celina</i>	1	1	23	10	11	31	0	40	20	3	38	2
		Macrovellus		0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1
		Hydrovatus	5	18	3	2	1	7	22	0	17	1	14	7
		Rhantus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
		Laccophilus	12	6	4	5	6	0	64	31	26	1	3	30
		Bidessonotus	0	0	14	3	0	12	0	2	0	0	0	8

		Ilybius	0	0	0	0	0	1	7	0	0	0	0	5
		Megadytes	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
		Derovatellus	0	0	9	0	0	1	0	0	2	0	0	0
		Cybister	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	8	4
		Desmopachria	0	0	0	0	0	1	0	27	25	0	0	0
	Chrysomelidae	Ceratoma	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0
	Elmidae	Stenelmis	0	0	0	3	0	1	2	0	0	9	0	0
	Gyrinidae	Dineutus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Haliplidae	Haliplus	0	25	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0
	Hydrophilidae	Enochrus	15	24	7	17	2	1	102	111	14	0	7	11
		Berosus	28	5	4	18	17	49	25	6	10	18	0	10
		Tropisternus	4	17	1	13	0	1	38	76	2	3	4	2
		Helochares	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	5
	Lampyridae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		Derallus	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0
	Noteridae	Pronoterus	20	7	16	5	0	1	44	1	105	0	4	26
		Hydrocanthus	0	0	4	1	2	0	3	0	6	2	23	8
		Suphisellus	7	0	0	0	0	0	0	7	0	15	43	3
		Suphis	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	3	4
	Scirtidae	Scirtes	0	0	0	5	2	5	0	8	4	1	3	13
Diptera	Ceratopogonidae	Bezzia	2	0	11	21	30	16	17	2	7	34	28	34
		Atrichopogon	0	0	0	0	26	1	1	0	4	0	1	0
	Chaoboridae	Chaoborus	0	0	1	0	1	2	0	0	0	3	0	1
	Chironomidae		857	313	830	321	1499	925	1526	182	504	2411	666	46
	Culicidae	Culex	0	1	8	4	26	1	1	0	1	9	12	2
		anopheles	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Dolichopodidae		0	0	0	2	1	1	5	0	24	1	4	0
	Ephydriidae		0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	7	0
	Stratiomyidae		0	0	0	2	0	0	1	5	0	0	1	21
		Aedes	3	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
	Tabanidae	Tabanus	0	0	4	1	0	2	0	0	0	0	3	0

	Tipulidae		0	5	8	1	16	0	1	0	5	0	7	0
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Callibaetis</i>	16	606	140	139	393	119	415	37	79	7	128	6
	Caenidae	<i>Caenis</i>	0	11	113	54	20	6	27	3	153	123	9	56
Heteroptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	4	9	31	9	38	41	47	10	37	23	19	31
	Corixidae	<i>Sigara</i>	28	71	34	67	1	10	28	51	56	1	5	4
	Gelastocoridae		6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
	Nepidae	<i>Ranatra</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	Notonectidae	<i>Buenoa</i>	0	6	3	5	1	3	7	0	20	3	0	46
	Pleidae	<i>Neoplea</i>	0	2	22	12	0	1	1	3	1	1	1	0
Lepidoptera			0	1	5	0	21	0	0	0	0	5	26	1
Odonata	Aeshnidae	<i>Anax</i>	4	0	3	0	2	6	0	0	0	0	0	3
		<i>Castoraeschna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		<i>Coryphaeschna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
		<i>Rhionaeschna</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Libellulidae	<i>Erythrodiplax</i>	29	26	56	81	201	46	75	2	16	261	245	17
		<i>Micrathytia</i>	0	0	1	0	0	3	0	0	5	6	0	1
		<i>Perithemis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Tramea</i>	1	1	0	0	5	0	0	0	0	30	2	5
	Coenagrionidae	<i>Acanthagrion</i>	7	14	19	1	10	30	50	0	54	6	14	7
		<i>Ischnura</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
		<i>Oxyagrion</i>	0	0	0	4	5	0	0	7	46	58	19	5
		<i>Telebasis</i>	0	0	0	9	45	5	0	0	15	154	127	0
	Lestidae	<i>Lestes</i>	13	0	3	0	3	105	0	0	0	0	1	12
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i>	57	81	174	97	315	44	52	0	48	255	70	4
	Leptoceridae	<i>Oecetis</i>	7	6	10	1	0	0	0	0	0	3	0	0

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desta tese evidenciaram a importância dos fatores ambientais específicos de escalas locais e das diferenças funcionais entre áreas úmidas costeiras do sul do Brasil.

Em relação aos padrões de diversidade beta da comunidade de macroinvertebrados aquáticos e a contribuição relativa dos componentes de aninhamento e substituição em áreas úmidas do Sul do Brasil as predições levantadas foram parcialmente corroboradas, tendo a beta diversidade total (β_{sor}) sido influenciada, provavelmente, pelo regime hidrológico temporário e pela conectividade entre as áreas úmidas estudadas. Se tratando da diversidade beta total, aninhamento e substituição, o efeito da proximidade hidrológica (conectividade e distância) foram os fatores mais importantes, sugerindo que os fatores locais se mostram de maior importância do que os fatores espaciais dentro de uma metacomunidade demonstrando assim, que mudanças na composição das comunidades de macroinvertebrados foram conduzidas de maneira conjunta, por mecanismos determinísticos e de limitação de dispersão.

Sobre a avaliação da estrutura taxonômica da comunidade de macroinvertebrados em áreas úmidas pertencentes a dois biomas no Sul do Brasil durante o período de estudo, nossa hipótese principal foi corroborada pois tivemos os fatores ambientais relacionados à estrutura do habitat (profundidade, habitat homogêneo) e os fatores espaciais influenciando a composição de macroinvertebrados nas áreas úmidas no primeiro ano de estudo, tendo, no segundo ano de estudo, a estrutura do habitat (turbidez, área e habitat homogêneo) influenciado a composição da comunidade de macroinvertebrados, e tendo a variável espacial uma contribuição relativa menor. Em relação à análise interanual também foi observada a influência de fatores ambientais locais (oxigênio dissolvido e habitat homogêneo) e espaciais (MEM1 e MEM2) na composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos, mostrando assim que, nossos resultados sugerem que as mudanças observadas na composição das comunidades de macroinvertebrados em cada ano de estudo e entre os anos foram impulsionadas tanto por fatores ambientais locais como por fatores espaciais.

Em relação a abordagem funcional da comunidade de invertebrados aquáticos nossa primeira e segunda hipóteses foram corroboradas mostrando que o clima influenciou a

diversidade funcional de insetos aquáticos tanto temporalmente quanto espacialmente entre os diferentes biomas e que as diferenças ambientais regionais e locais atuaram como um filtro ambiental selecionando gêneros mais similares funcionalmente sendo que os fatores locais tiveram importância relativa maior sobre a estruturação funcional da comunidade biológica. Também se verificou a presença de processos estocásticos criando comunidades altamente divergentes entre localidades similares, criando alta diversidade. Por último, algumas características funcionais dos gêneros de insetos aquáticos estiveram mais associadas especificamente às áreas úmidas localizadas no bioma Mata Atlântica e Pampa, tendo sido essa associação observada nos dois anos de estudo.

O presente estudo avaliou a diversidade beta e a influência de gradientes espaciais sobre as estruturas taxonômica e funcional de comunidades de macroinvertebrados aquáticos em áreas úmidas costeiras do Sul do Brasil nos biomas Mata Atlântica e Pampa. Nesse sentido podemos concluir que os fatores locais se mostram mais significantes para a estruturação da composição taxonômica, da beta diversidade e da composição funcional da comunidade de macroinvertebrados no sul do Brasil.

É reconhecido a importância da contribuição desses fatores locais para a estruturação da composição da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em vários países do mundo e nosso estudo corroborou com esses resultados sendo que é de fundamental importância para ecologia de áreas úmidas que futuros estudos que levem em consideração diferentes períodos amostrais e a aplicação de medidas contínuas de diversidade beta, diversidade taxonômica e funcional sejam desenvolvidos para uma melhor compreensão das interações ecológicas entre esses grupos taxonômicos.