



## EFEITO DO TAMANHO DO SUBSTRATO NO ANINHAMENTO DAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA

*Beatriz Figueiraujo Jabour Vescovi Rosa<sup>1\*</sup>, Jenifer de Souza Didimo Castro Lau<sup>2</sup>, Luiza Pedrosa  
Guimarães<sup>3</sup> & Roberto da Gama Alves<sup>4</sup>*

<sup>1</sup> Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Laboratório de Invertebrados Bentônicos, Rua José Lourenço Kelmer, São Pedro, CEP 36036-330, Juiz de Fora, MG, Brazil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Comportamento e Biologia Animal, Laboratório de Invertebrados Bentônicos, Rua José Lourenço Kelmer, São Pedro, CEP 36036-330, Juiz de Fora, MG, Brazil.

<sup>3</sup> Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, Laboratório de Invertebrados Bentônicos, Rua José Lourenço Kelmer, São Pedro, CEP 36036-330, Juiz de Fora, MG, Brazil.

<sup>4</sup> Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, Laboratório de Invertebrados Bentônicos, Rua José Lourenço Kelmer, São Pedro, CEP 36036-330, Juiz de Fora, MG, Brazil.

E-mails: [beatrizjabour@yahoo.com.br](mailto:beatrizjabour@yahoo.com.br) (\*corresponding author); [jeniferdidimo2@hotmail.com](mailto:jeniferdidimo2@hotmail.com); [lpedrosag@yahoo.com.br](mailto:lpedrosag@yahoo.com.br); [gama.alves@uff.edu.br](mailto:gama.alves@uff.edu.br)

---

**Resumo:** Em riachos, alguns dos principais fatores que contribuem para uma maior riqueza de espécies e influenciam a distribuição da fauna bentônica são as características físico-químicas da água, incluindo as características dos substratos, como o tamanho das pedras. Este estudo teve como objetivo testar se pedras maiores e com maior disponibilidade de abrigo apresentam maior abundância e riqueza de macroinvertebrados, enquanto pedras menores abrigam subconjuntos das espécies presentes nas pedras maiores, refletindo um padrão aninhado de distribuição da comunidade. O estudo foi realizado em três riachos de primeira ordem em um remanescente preservado de Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais, na estação seca de 2014. Em cada riacho, as comunidades de macroinvertebrados foram amostradas em três trechos de 20 m, 30 pedras por trecho, totalizando 270 pedras. O aninhamento das comunidades de macroinvertebrados para cada riacho e seus trechos foi calculado através da métrica *Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill* (NODF). Diferenças na composição de espécies entre trechos foram testadas através de uma Análise Permutacional Multivariada de Variância (PERMANOVA). Análises de regressão múltipla foram usadas para verificar a relação entre os valores de aninhamento, abundância e riqueza de taxa e os escores de uma Análise de Componentes Principais realizada com os tamanhos das pedras e variáveis físico-químicas da água. A diversidade beta total, substituição de espécies e aninhamento foram calculadas entre riachos. Observamos um total de 735 indivíduos distribuídos em 37 famílias, com predominância de larvas de Chironomidae, Simuliidae e Elmidae. Um padrão aninhado foi observado para os três riachos somente quando usado o modelo nulo mais flexível. A composição das comunidades não diferiu entre os trechos de cada riacho. As variáveis preditoras medidas não explicaram a variação na abundância, riqueza e aninhamento das comunidades. A substituição entre as famílias de macroinvertebrados entre os riachos teve maior contribuição para diversidade beta do que o aninhamento.

Os resultados obtidos neste estudo podem contribuir para o conhecimento da distribuição e diversidade de macroinvertebrados em riachos florestados em escala de substrato.

**Palavras-chave:** ambientes lóticos; distribuição espacial; diversidade beta; escala; pedras.

**EFFECT OF THE SUBSTRATE SIZE IN THE NESTEDNESS OF BENTHIC MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES IN STREAMS OF THE ATLANTIC FOREST:** In streams, some of the main factors that contribute to a higher species richness and influence the distribution of benthic fauna are the physicochemical characteristics of the water, including the characteristics of the bottom substrates, such as rock sizes. The main objective of this study was to test whether larger stones with higher availability of shelter present higher species abundance and richness of macroinvertebrates, while smaller stones harbor subsets of the species present in larger stones, reflecting a nested pattern of community distribution. The study was carried out in the dry season of 2014, in three first-order streams in a remnant of Atlantic Forest in the state of Minas Gerais. In each stream, macroinvertebrate communities were sampled in three 20 m stretches, 30 stones per stretch, totaling 270 stones. Nestedness of the macroinvertebrate communities for each stream and stretch was calculated using the *Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill* (NODF) metric. Differences in species composition between stretches were tested using Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA). Multiple regression analyzes were used to verify the relationship between the nestedness values, abundance, and taxa richness with the scores from a Principal Component Analysis performed with stone sizes and physicochemical variables of the water. Total beta diversity, turnover and nestedness were calculated between streams. We observed a total of 735 individuals distributed in 37 families, with a predominance of Chironomidae, Simuliidae and Elmidae larvae. A nested pattern was observed only for the three streams considering the null model Er. The composition of the communities did not differ between the stretches in each stream. The explanatory variables analyzed did not explain the variation in abundance, richness and nestedness of communities. Turnover in macroinvertebrate families among streams had a higher contribution to beta diversity than nestedness. The results obtained in this study may contribute to the knowledge of the distribution and diversity of macroinvertebrates in forested streams at substrate scale.

**Keywords:** lotic environments; spatial distribution; beta diversity; scale; stones.

## INTRODUÇÃO

O conhecimento dos fatores determinantes da diversidade e distribuição dos organismos em riachos é um dos principais objetivos da ecologia dos ambientes aquáticos. Em riachos, alguns dos principais fatores que contribuem para uma maior riqueza de espécies e influenciam a distribuição da fauna bentônica são as características físicas dos habitats (Beisel *et al.* 2000). Em substratos de pedras, por exemplo, a presença de fissuras e fendas, a cobertura por musgos (Robson & Barmuta 1998) e o tamanho ou área disponível para colonização influenciam na composição, abundância e riqueza de espécies das comunidades (Bergey 2006). Em geral, as pedras maiores são mais estáveis às mudanças na velocidade do fluxo da água e, assim, podem fornecer abrigo para invertebrados, especialmente aqueles com mobilidade reduzida

ou maior investimento na construção de abrigos fixos (Allan & Castilho 2007). Como resultado, um padrão aninhado na composição de espécies que compõe as comunidades frequentemente pode ser observado (Guimarães & Guimarães 2006).

No padrão aninhado, os taxa especialistas na ocupação de habitats seriam frequentes em locais com maior diversidade de habitats, enquanto os taxa generalistas, com maior capacidade de recolonização, ocorreriam tanto em locais com menor e/ou maior diversidade de habitats (Guimarães & Guimarães 2006). O aninhamento das comunidades é um dos fatores que gera diversidade de espécies entre habitats em distintas escalas espaciais e temporais (Baselga 2010), e tem importantes implicações para a conservação, pois se as comunidades estão aninhadas, locais com elevada riqueza de espécies deveriam ser preservados (Fleishman *et al.* 2002). Vários mecanismos podem gerar o aninhamento

nas comunidades, tais como a extinção seletiva de espécies, tamanho dos substratos disponíveis para colonização, isolamento ou qualidade do habitat, e limites de tolerância ambiental das espécies (Ulrich *et al.* 2009). Em riachos, a colonização de substratos vizinhos pode ser iniciada de forma aleatória devido a perturbações, como alterações do fluxo da água ou ser desencadeada pela divisão de nichos entre as espécies (Beisel *et al.* 2000), resultando em um padrão esperado de distribuição da fauna em que as espécies generalistas na ocupação do habitat ocupam locais de menor área, enquanto as espécies especialistas são encontradas somente em habitats de maior área e disponibilidade de abrigo (Guimarães & Guimarães 2006).

A distribuição aninhada de organismos aquáticos tem sido investigada em amplas escalas espaciais (Bloch *et al.* 2007, Heino *et al.* 2010, Milesi & Melo 2014) e temporais (Heino *et al.* 2009, Pinha *et al.* 2016), mas não amplamente investigada em menores escalas, como trechos de remansos e corredeiras ou substratos de riachos (Schneck *et al.* 2011). O conhecimento da relação entre as características dos habitats de riachos (*e.g.*, tamanho de substratos de pedra) e o aninhamento das comunidades de macroinvertebrados pode ajudar a determinar quais variáveis do ambiente podem afetar a composição e diversidade das espécies nesses ecossistemas.

Desta forma, amostramos três riachos preservados a fim de: (1) Verificar se a presença de diferentes tamanhos de pedras (grandes e pequenas) utilizadas como substrato para fixação de macroinvertebrados pode resultar no aninhamento das comunidades nos riachos e em cada trecho; (2) Determinar se as variáveis físico-químicas medidas, assim como o tamanho das pedras, explicam a abundância, riqueza de taxa e aninhamento das comunidades; e (3) Determinar a contribuição do aninhamento (*nestedness*) e da substituição de espécies (*turnover*) para a diversidade beta entre os três riachos. O esperado para o primeiro objetivo é de que os taxa presentes nas pedras pequenas (maior eixo  $\leq$  11cm) representem subconjuntos aninhados das comunidades encontradas nas pedras grandes (*i.e.*, maior eixo  $>$  11cm). Para o segundo objetivo, o esperado é que a abundância e riqueza de famílias sejam distintas à medida que as variáveis

físico-químicas também sejam diferentes, e o aninhamento das espécies esteja relacionado à presença de pedras grandes e pequenas nos trechos dos riachos. Por último, para o terceiro objetivo, o esperado é que a substituição de espécies tenha maior contribuição para a diversidade beta do que o aninhamento, uma vez que esses ambientes são preservados, com boas condições ambientais e inseridos em um mesmo fragmento.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

O estudo foi realizado em três riachos de primeira ordem (21°44'40" S 43°18'35" W, 21°44'45" S 43°17'23" W e 21°44'15" S 43°17'42" W; *Datum* Córrego Alegre) pertencentes à sub-bacia de Ribeirão Marmelos, em um fragmento de Mata Atlântica com aproximadamente 370 ha denominado Fazenda da Floresta, contíguo a Reserva Biológica Municipal Poço D'Anta, no Estado de Minas Gerais, região Sudeste do Brasil. A classificação climática da região de acordo com Köppen é Cwa, dividindo-se em uma estação chuvosa, que se estende de outubro a março, e uma estação seca, de abril a setembro. A precipitação média anual é de 1494,87 mm (Oliveira *et al.* 2020), e a temperatura média anual é 20°C (Oliveira *et al.* 2018). Os três riachos selecionados apresentam mata ciliar em bom estado de conservação, leitos bem sombreados e consolidados, compostos por pedras de diferentes tamanhos e grande quantidade de material alóctone, como folhas e caules. A distância aproximada entre os três riachos foi de 800 m.

### Coleta e identificação de macroinvertebrados

Em cada riacho, selecionamos três trechos com comprimento de 20 m, espaçados cerca de 100 m um do outro. Em cada trecho (denominados como A, B e C), foram amostradas em áreas de *riffles* 30 pedras de diferentes tamanhos desde que pudessem ser retiradas facilmente, semi-submersas e submersas, não enterradas e não encostadas umas nas outras, totalizando 270 pedras (3 riachos x 3 trechos x 30 pedras). As amostragens ocorreram nos meses de julho e agosto de 2014 (estação seca), devido à maior estabilidade das pedras, em decorrência do fluxo mais lento e menor vazão dos riachos. Realizamos

a amostragem em cada trecho na direção jusante a montante, de modo que o trecho C de cada fluxo sempre estivesse localizado a montante dos outros. As pedras coletadas foram medidas com uma régua graduada em centímetros em seu comprimento (eixos “a”) e largura (eixo “b”) (Figura 1). O comprimento variou de 4 a 27 cm, sendo as pedras classificadas de acordo com o seu comprimento em: pedregulhos (4 a 6 cm), pedras menores (seixos de 7 a 11 cm), e pedras maiores (seixos de 11,5 a 19 cm e matacões de 20 e 27 cm) (ABNT 1995).

Para obtenção das larvas e imaturos de invertebrados aquáticos, as pedras foram lavadas manualmente com água do próprio riacho sob peneira de malha de 250  $\mu\text{m}$  e acondicionadas em sacos plásticos para evitar a perda de organismos. No laboratório, as amostras foram preservadas em álcool GL 70°, classificadas e identificadas ao nível de família em microscópio estereoscópico, consultando as seguintes chaves de identificação: McCafferty (1981), Merrit & Cummins (1996), Carvalho & Calil (2000), Fernández & Domínguez (2001), Costa *et al.* (2006), Domínguez & Fernández (2009) e Mugnai *et al.* (2010).

### **Variáveis ambientais**

Além das medidas de tamanho das pedras utilizadas como substrato pelos macroinvertebrados, foram medidas seis variáveis físico-químicas concomitantemente a amostragem da fauna. No momento da coleta, para cada variável foram realizadas três medidas em cada trecho (totalizando 9 medidas por riacho). Foram medidos o pH (medidor Digimed DM-22), a temperatura da água (medidor Digimed DM-22), o oxigênio dissolvido (medidor Instrutherm MO-900) e a condutividade (Digimed DM -3p). Também obtivemos três medidas de profundidade da água utilizando uma régua graduada em centímetros, e a velocidade do fluxo da água obtida pelo método do flutuador (Martinelli & Krusche 2007). Os valores de velocidade do fluxo foram classificados com base no método de Lancaster (1999), no qual: velocidade < 0,4 m/s (lento); 0,4 m/s  $\leq$  velocidade < 0,7 m/s (médio); velocidade > 0,7 m/s (veloz).

### **Análises estatísticas**

Para testar a existência do aninhamento de



**Figura 1.** Medidas do (a) comprimento (eixo maior) e da (b) largura (eixo intermediário) realizadas nos substratos de pedra amostrados.

**Figure 1.** Measurements of (a) length (major axis) and (b) width (intermediate axis) performed on the sampled stone substrates.

macroinvertebrados bentônicos de acordo com o tamanho das pedras amostradas em cada riacho (Riachos I, II e III) e trecho de riacho (A, B e C), os dados de abundância por família foram transformados em matrizes de presença-ausência (Material Suplementar 1). As linhas de cada matriz corresponderam às pedras em ordem decrescente de tamanho, enquanto as colunas foram agrupadas em ordem decrescente de abundância por família. Para medir o aninhamento, nós calculamos a métrica NODF (*Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill*), que mensura o grau de aninhamento com base na sobreposição e preenchimento decrescente de uma matriz de presença-ausência (Almeida-Neto *et al.* 2008), utilizando o programa ANINHADO (Guimarães & Guimarães 2006). Essa métrica baseia-se na diminuição do preenchimento (DF) e na sobreposição emparelhada (PO) da matriz. O NODF é determinado para o total de aninhamento da matriz. Uma matriz com aninhamento perfeito (NODF = 100) ocorre quando há sobreposição

completa das colunas da esquerda para a direita e linhas de cima para baixo (Almeida-Neto *et al.* 2008). Essa análise gera dois modelos nulos e compara os valores de NODF gerados com os valores observados através do teste Z ( $p < 0,05$ ). O modelo nulo Er é mais flexível para o cálculo do aninhamento, pois as ocorrências das espécies são designadas aleatoriamente para qualquer célula da matriz, enquanto o modelo nulo Ce (probabilidade de uma célula mostrar uma presença) mantém fixos os totais marginais para linhas e colunas ao aleatorizar a ocorrência das espécies, o que permite detectar se os taxa mais frequentes têm maior probabilidade de ocorrerem nos locais mais ricos (Almeida-Neto *et al.* 2008). As probabilidades de ocorrência das espécies são calculadas segundo a fórmula (Almeida-Neto *et al.* 2008):

$$\frac{\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R}\right)}{2}$$

Em que:  $P_i$  é o número de presenças na linha  $i$ ,  $P_j$  é o número de presenças na coluna  $j$ ,  $C$  é o número de colunas e  $R$  é o número de linhas.

Uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada com os valores médios das variáveis físico-químicas da água e com o tamanho médio das pedras por trecho, a fim de eliminar possível colinearidade entre essas variáveis. Os escores dos componentes I e II obtidos na PCA explicaram 68% da variação ambiental dos trechos de riachos (Tabela 1) e foram usados em análises de regressão múltipla para testar a existência de relação significativa ( $p < 0,05$ ) com as variáveis dependentes abundância, riqueza e aninhamento (NODF\_Er e NODF\_Ce) de cada trecho de riacho. O teste de Shapiro-Wilk ( $p > 0,05$ ) foi usado para testar a normalidade da abundância ( $w = 0,923$ ;  $p = 0,420$ ), riqueza ( $w = 0,947$ ;  $p = 0,663$ ) e aninhamento da comunidade (NODF Er:  $w = 0,870$ ;  $p = 0,125$ , NODF Ce:  $w = 0,887$ ;  $p = 0,189$ ).

Diferenças na composição de macroinvertebrados entre os trechos de cada riacho foram testadas usando Análise Permutacional Multivariada de Variância (PERMANOVA,  $p < 0,05$ ). A diversidade beta total foi calculada pelo índice de Sørensen ( $\beta_{sor}$ ), que particiona a diversidade beta em

**Tabela 1.** Resultado da Análise de Componentes Principais realizada para as variáveis ambientais medidas em três riachos localizados em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Table 1.** Result of the Principal Component Analysis performed for the environmental variables measured in three streams located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

	PC1	PC2
% de variação	0,417	0,265
% cumulativa	0,417	0,682
pH	0,846	0,148
Condutividade	-0,677	-0,403
Velocidade da água	0,114	-0,813
Oxigênio dissolvido	-0,403	0,577
Temperatura	-0,985	-0,166
Tamanho das pedras	0,025	0,833

seus componentes: substituição de taxa ( $\beta_{sim}$ ) e aninhamento ( $\beta_{nes}$ ) (Baselga 2010). Para esta análise os dados abundância total dos três riachos foram convertidos em presença/ausência e em seguida utilizada a função beta.multi do pacote estatístico betapart (Baselga *et al.* 2020). As análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2020), versão 3.6.

## RESULTADOS

Os três riachos amostrados apresentaram águas ácidas, claras e bem oxigenadas, com temperatura média de  $16,16 \pm 2,26$  °C e condutividade média de  $28,35 \pm 0,55$   $\mu\text{S}/\text{cm}$ . Nos *riffles* amostrados a profundidade da água variou de 3 a 12,67 cm e a velocidade do fluxo foi geralmente lenta, com os valores mais altos registrados no riacho III (Material Suplementar 2).

Nós coletamos 735 indivíduos distribuídos em 36 famílias, com predominância numérica de larvas de Chironomidae nos três riachos, seguida de Simuliidae (riacho III) e Elmidae (riacho I) (Tabela 2). No riacho I, insetos da família Elmidae foram encontrados em 60% das pedras grandes e pequenas, seguida de Chironomidae, presente em 40% do total de pedras. Entre as famílias que ocorreram até duas vezes nas amostras, aproximadamente 72% foram exclusivas das pedras grandes. No riacho II, Chironomidae

**Tabela 2.** Abundância (Abund.) e frequência de ocorrência (Freq.) de macroinvertebrados bentônicos associados a substratos de pedra em três riachos localizados em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Table 2.** Abundance (Abund.) and frequency of occurrence (Freq.) of macroinvertebrates associated with rocks in three streams located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

		Riacho I		Riacho II		Riacho III	
		Abund.	Freq.	Abund.	Freq.	Abund.	Freq.
Acari		5	4	2	1	-	-
Amphipoda		-	-	11	5	-	-
Coleoptera	Dytiscidae	-	-	1	1	6	1
	Hydrophilidae	3	1	-	-	-	-
	Elmidae	63	9	7	5	9	5
	Notopteridae	3	1	-	-	-	-
	Psephenidae	-	-	1	1	-	-
	Ptylodactilidae	-	-	1	1	-	-
	Scirtidae	3	1	2	1	-	-
	Haliplidae	-	-	-	-	2	2
Diptera	Ceratopogonidae	-	-	2	2	-	-
	Chironomidae	118	13	48	10	267	21
	Empididae	2	2	-	-	4	2
	Psychodidae	6	2	1	1	-	-
	Simuliidae	16	4	7	2	85	16
	Stratiomyidae	-	-	2	1	-	-
	Thaumaleidae	2	1	-	-	-	-
	Tipulidae	-	-	2	2	-	-
Ephemeroptera	Baetidae	-	-	3	1	-	-
	Ephemeridae	-	-	-	-	1	1
	Euthyplociidae	-	-	1	1	-	-
	Leptophlebiidae	2	1	3	1	1	1
Lepidoptera	Pyralidae	3	2	2	1	-	-
Odonata	Calopterygidae	-	-	-	-	3	1
	Libellulidae	4	1	-	-	-	-
	Megapodagrionidae	2	1	1	1	2	2
Oligochaeta		-	-	-	2	2	
Plecoptera	Perlidae	-	-	2	1	-	-
Trichoptera	Hydrobiosidae	-	-	1	1	-	-
	Helicopsychidae	-	-	1	1	-	-
	Glossomatidae	-	-	-	-	3	1
	Hydroptilidae	2	1	-	-	-	-
	Leptoceridae	-	-	3	1	-	-
	Leptohyphidae	-	-	1	1	1	1
	Polycentropodidae	-	-	2	2	1	1
	Hidropsychidae	-	-	7	3	2	2

**Tabela 3.** Valores de aninhamento total (NODF\_Total) e os gerados por dois modelos nulos (Er e Ce) para a fauna de macroinvertebrados amostrados em pedras de trechos (A, B e C) de três riachos (I, II e III) localizados em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Table 3.** Total nestedness values (NODF\_Total) and those generated by two null models (Er and Ce) for the macroinvertebrate fauna sampled in rocks from stretches of three streams located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

Riacho/trecho	NODF_Total	NODF(Er)	p(Er)	NODF(Ce)	p(Ce)
I	24,64	14,33	<b>0,00</b>	18,11	0,06
IA	29,63	21,67	0,13	25,87	0,31
IB	43,72	35,25	0,19	40,18	0,39
IC	23,42	17,95	0,16	21,25	0,35
II	16,45	11,94	<b>0,04</b>	14,26	0,23
IIA	13,64	21,40	0,81	22,61	0,83
IIB	11,82	15,98	0,79	18,13	0,86
IIC	11,82	16,56	0,81	17,69	0,84
III	46,12	19,8	<b>0,00</b>	29,06	<b>0,00</b>
IIIA	43,52	26,72	0,07	34,27	0,24
IIIB	44,53	34,29	0,11	41,07	0,37
IIIC	44,15	36,90	0,21	45,23	0,54

ocupou 50% das pedras grandes e pequenas, enquanto Amphipoda e Elmidae ocuparam 25% dessas pedras. As famílias menos frequentes, encontradas até duas vezes nas amostras, totalizaram 75% da riqueza e foram exclusivas das pedras grandes. No riacho III, Chironomidae e Simuliidae foram encontradas em mais de 70% das pedras, incluindo pedregulhos, enquanto aproximadamente 58% das famílias que apareceram até duas vezes nas amostras foram exclusivas das pedras grandes (Material Suplementar 1).

Os valores de NODF observados para os do riacho I, II e III foram significativos ( $p < 0,05$ ) em relação ao modelo nulo Er (Tabela 3). No riacho III, valores significativos de NODF foram também observados considerando o modelo nulo Ce (Tabela 3). Considerando os trechos separadamente não obtivemos aninhamento significativo da fauna (Tabela 3).

Nas análises de regressão múltipla não foram observadas relações significativas entre os componentes I e II da PCA e a abundância, riqueza e aninhamento (NODF\_Er e NODF\_Ce) dos taxa nos trechos dos três riachos analisados (Tabela 4). Na PERMANOVA não foram encontradas diferenças na composição dos taxa

entre os trechos de um mesmo riacho (Material Suplementar 3). A diversidade beta total ( $\beta_{sor}$ ) foi igual a 0,917, com maior contribuição da substituição de espécies ( $\beta_{sim} = 0,852$ ) em relação ao aninhamento ( $\beta_{nes} = 0,064$ ).

**Tabela 4.** Análises de regressão múltipla entre os valores de aninhamento (NODF\_Er e NODF\_Ce), a abundância, a riqueza e os escores extraídos de uma análise de componentes principais (PCA) realizada com os tamanhos das pedras e variáveis físico-químicas da água obtidas em trechos de três riachos localizados em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Table 4.** Multiple regression analysis between nestedness values (NODF\_Er and NODF\_Ce), abundance, richness and scores extracted from a principal component analysis (PCA) performed with rock sizes and physicochemical water variables obtained in three-quarter sections streams located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

	R <sup>2</sup>	F	df	p
NODF_Er	0,526	2,267	1	0,472
NODF_Ce	0,526	2,269	1	0,472
Abundância	0,936	17,69	1	0,181
Riqueza	-1,940	0,246	1	0,916

## DISCUSSÃO

A ocupação das pedras grandes e pequenas pelas famílias mais frequentes, seguida pela ocupação somente das pedras grandes pela maioria das famílias que ocorreram até duas vezes nas amostras, pode explicar a ocorrência de aninhamento significativo ao analisarmos o total de pedras por riacho. As larvas de Chironomidae corresponderam a 57% e 35% da abundância total nos riachos I e II, respectivamente, e no riacho III somaram 94%, junto às larvas de Simuliidae, e ocorreram tanto em pedras grandes como pequenas. Insetos Chironomidae se reproduzem rapidamente e são conhecidos por sua capacidade de colonização rápida e ocupação de novos habitats (Armitage *et al.* 1995, Failla *et al.* 2015). A ocupação tanto das pedras grandes como pequenas por estas duas famílias pode ser explicada por características como adaptações para fixação em substratos duros (Trivinho-Strixino 2011, Hamada *et al.* 2014), tais como produção de seda (Simuliidae) e cápsulas fixas (Chironomidae), permitindo aderir às pedras com baixo custo de energia (Brooks *et al.* 2005).

Embora características da biologia dos organismos possam ter influenciado o modo de ocupação das pedras grandes e pequenas, e certo grau de aninhamento tenha sido observado apenas em escala de riacho, os valores de NODF obtidos para os três riachos foram baixos, e significativos apenas em relação ao modelo nulo que prevê a ocorrência de qualquer espécie em qualquer célula da matriz (Er). De fato, ao analisarmos a diversidade beta considerando os três riachos, verificamos que a contribuição da substituição dos taxa entre os habitats de pedra foi maior do que o aninhamento, o que poderia ser esperado considerando a boa capacidade de dispersão e recolonização de Chironomidae, família mais abundante no total de riachos analisados. Espinosa *et al.* (2020) também observaram, em riachos preservados dentro de uma mesma unidade de conservação, uma maior substituição de espécies de Ephemeroptera em relação ao aninhamento, dada as condições preservadas dos riachos e a boa capacidade de dispersão desses insetos. Adicionalmente, cabe ressaltar que a predominância do processo de substituição de espécies entre os substratos pode

indicar a necessidade de conservação de todos esses habitats para a manutenção da diversidade beta de macroinvertebrados nesses ecossistemas (Baselga 2010). Esse dado confirma a importância da heterogeneidade de habitats em pequena escala para a diversidade das espécies bentônicas. Por outro lado, Heino *et al.* (2009) consideram que insetos de riachos, em sua maioria, se comportaram como espécies idiossincráticas, que têm lacunas imprevisíveis na sua distribuição. Normalmente, tais espécies são mais tolerantes às condições ambientais e mais dispersivas, estando ausentes em locais onde se espera que ocorram ou presentes em locais onde não são esperadas (Soininen & Kõngäs 2012). Esse fato pode gerar um ruído na matriz de presença-ausência das espécies nas comunidades, o que poderia explicar os baixos valores de aninhamento observados em escala de riacho e a ausência de aninhamento em cada trecho de riacho.

A inexistência de relação entre as variáveis ambientais de cada trecho de riacho, incluindo o tamanho do substrato, e a abundância, a riqueza e o aninhamento de macroinvertebrados pode corroborar o fato de que a presença de pedras de diferentes tamanhos e as condições físico-químicas da água parecem não ter sido fatores limitantes para a distribuição da maioria dos taxa nesses habitats. Cabe ressaltar que fatores não medidos neste estudo, como o grau de rugosidade do substrato (Brooks *et al.* 2005) e quantidade de matéria orgânica disponível como alimento (Palmer *et al.* 2000), podem influenciar a ocupação de pedras em riachos por macroinvertebrados,

Diferente do esperado inicialmente, nas pedras pequenas não foram encontrados subconjuntos aninhados dos taxa de macroinvertebrados presentes nas pedras grandes e nenhuma relação significativa foi encontrada entre o tamanho das pedras e variáveis físico-químicas da água com a abundância e riqueza de taxa. A maioria das famílias ocupou pedras grandes e/ou pequenas nos trechos e riachos analisados, podendo ser consideradas idiossincráticas e, portanto, não demonstrando um padrão fixo de ocupação das pedras grandes e pequenas. Além disso, um baixo grau de aninhamento foi observado neste estudo somente em escala de riacho e não para cada trecho analisado, mesmo quando usado um modelo nulo mais flexível para testar o



aninhamento. De fato, como esperado no terceiro objetivo, a análise da diversidade beta mostrou que a substituição dos taxa entre as pedras foi maior do que o aninhamento, indicando a importância da conservação desses habitats para a diversidade de insetos de riachos. É possível que outras variáveis não medidas neste estudo possam ter influenciado a distribuição da fauna nos substratos de pedra, o que nos permite sugerir a inclusão de novas variáveis em estudos futuros. Os resultados encontrados neste estudo podem contribuir para o conhecimento da relação entre o tamanho do habitat em escala de substrato e a distribuição e diversidade de macroinvertebrados em riachos florestados de baixa ordem.

### AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da Universidade Federal de Juiz de Fora – MG. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida a Jenifer de Souza Didimo Castro Lau. Ao Laboratório de Invertebrados Bentônicos (LIB) da Universidade Federal de Juiz de Fora – MG.

### REFERÊNCIAS

- ABNT – Associação Brasileira de Normas Técnicas. 1995. NBR 6502: Rochas e solos – Terminologia. Rio de Janeiro: p. 18.
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. 2007. Stream ecology– Structure and function of running waters. New York: Springer: p. 452.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R. J., Loyola, R. D., & Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227–1239. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x
- Armitage, P. D., Cranston, P. S., & Pinder, L. C. V. 1995. The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges. London: Chapman and Hall: p. 572.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. DOI: 10.2307/40405792
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., Bortoli, J., Leprieux, F., & Logez, M. 2020. betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.5.2. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J. C. 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: A key factor determining macroinvertebrate communities. In: M. Jungwirth, S. Muhar & S. Schmutz (Eds.), *Assessing the ecological integrity of running waters. Developments in Hydrobiology* vol. 149. Dordrecht, Springer. DOI: 10.1007/978-94-011-4164-2\_13
- Bergey, E. A. 2006. Measuring the surface roughness of stream stones. *Hydrobiologia*, 56(3), 247–52. DOI: 10.1007/s10750-006-0016-4
- Bloch, C. P., Higgins, C. L., & Willig, M. R. 2007. Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos*, 116(3), 395–406. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15391.x
- Brooks, A. J., Haeusler, T., Reinfelds, I., & Williams, S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, 50(2), 331–344. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2004.01322.x
- Carvalho, A. L., & Calil, E. R. 2000. Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil, adultos e larvas. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41(15), 223–241.
- Costa, C., Ide, S., & Simonka, C. E. 2006. Insetos imaturos: Metamorfose e identificação. Ribeirão Preto: HOLOS Editora: p. 249.
- Domínguez, E., & Fernández, H. R. 2009. Macroinvertebrados bentônicos sudamericanos. *Sistemática y biología. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo*: p. 656.
- Espinosa, A. C. E., Shimano, Y., Rolim, S., Maioli, L., Juen, L., & Dunck, B. 2020. Effects of mining and reduced turnover of Ephemeroptera (Insecta) in streams of the Eastern Brazilian Amazon. *Journal of Insect Conservation*, 24(6), 1061–1072. DOI: 10.1007/s10841-020-00275-7
- Failla, A. J., Vasquez, A. A., Fujimoto, M., & Ram, J. L. 2015. The ecological, economic and public health impacts of nuisance chironomids and their potential as aquatic invaders.

- Aquatic Invasions, 10(1), 1–15. DOI: 10.3391/ai.2015.10.1.01
- Fernández, H. R., & Domínguez, E. 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Argentina: Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo/ Universidad Nacional de Tucumán: p. 282.
- Fleishman, E., Ray, C., Sjogren-Gulve, P., Boggs, C. L., & Murphy D. D. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Biological Conservation*, 16(3), 706–716. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.00539.x
- Guimarães, P. R. J., & Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21(10), 1512–1513. DOI: 10.1016/j.envsoft.2006.04.002
- Hamada, N., Nessimian, J. L., & Querino, R. B. 2014. Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: Taxonomia, biologia e ecologia. Manaus: Editora do INPA: p. 724.
- Heino, J., Mykrä, H., & Rintala, J. 2010. Assessing patterns of nestedness in stream insect assemblages along environmental gradients. *Ecoscience*, 17(4), 345–355. DOI: 10.2980/17-4-3263
- 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), 3085–3098. DOI: 10.1007/s10531-009-9626-2
- Lancaster, J. 1999. Small-scale movements of lotic macroinvertebrates with variations in flow. *Freshwater Biology*, 41(3), 605–619. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1999.00410.x
- Martinelli, L. A., & Krusche, A.V. 2007. Amostragem de invertebrados bentônicos. In: C. E. M. Bicudo & D. C. Bicudo (Orgs.), *Amostragem em limnologia vol. 2*. pp. 263–279. São Carlos: Rima.
- McCafferty, W. P. 1981. *Aquatic entomology. The fishermen's and ecologists' illustrated guide to insects and their relatives*. Boston: Science Books International: p. 448.
- Merritt, W., & Cummins, K. W. 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company: p. 862.
- Milesi, S. V., & Melo, A. S. 2014. Conditional effects of aquatic insects of small tributaries on mainstream assemblages: Position within drainage network matters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71, 1–9. DOI: 10.1139/cjfas-2013-0092
- Mugnai, R., Nessimian, J. L., & Baptista, D. F. 2010. *Manual de identificação de invertebrados aquáticos do estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora: p. 176.
- Oliveira, D. E., Assis, D. C., & Ferreira, C. C. M. 2018. Dinâmica climática regional em municípios da zona da mata, campo das vertentes e sul e sudoeste de Minas Gerais: As ondas de calor e frio. *Revista Brasileira de Climatologia*, 14, 290–310. DOI: 10.5380/abclima.v1i0.61039
- Oliveira, T. A., Tavares, C. M. G., Sanches, F., & Ferreira, C. C. M. 2020. Variabilidade pluviométrica no município de Juiz de Fora-MG no período de 1910-2018: investigação a partir da técnica do box plot. *Revista Brasileira de Climatologia*, 16, 457–478. DOI: 10.5380/abclima.v26i0.70194
- Palmer, M., Swan, C. M., Nelson, K., Silver, P., & Alvestad, R. 2000. Streambed landscapes: Evidence that stream invertebrates respond to the type and spatial arrangement of patches. *Landscape Ecology*, 15(6), 563–576. DOI: 10.1023/A:1008194130695
- Pinha, G. D., Petsch, D. K., Ragonha, F. H., Guglielmetti, R., Bilia, C. G., Tramonte, R. F., & Takeda, A. M. 2016. Benthic invertebrates nestedness in flood and drought periods in a Neotropical floodplain: Looking for the richest environments. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 28(8), 1–10. DOI: 10.1590/S2179-975X1316
- R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.R-project.org/>.
- Robson, B. J., & Barmuta, L. A. 1998. The effect of two scales of habitat architecture on benthic grazing in river. *Freshwater Biology*, 39(2), 207–220. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1998.00271.x
- Schneck, F., Rodrigues, S. C., Schwarzbold, A., & Melo, A. S. 2011. Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology*, 36(7), 839–848. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2010.02224.x
- Soininen, J., & Köngäs, P. 2012. Analysis of

nestedness in freshwater assemblages - Patterns across species and trophic levels. *Freshwater Science*, 31(4), 1145–1155. DOI: 10.1899/12-043.1

Trivinho-Strixino, S. 2011. Larvas de Chironomidae: Guia de identificação. São Carlos: PPG-ERN: p. 371.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118(1), 3–17. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x

## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Material Suplementar 1. Tabela S1.** Matriz de presença-ausência dos taxa coletados no riacho I localizado em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Supplementary Material 1. Table S1.** Matrix of presence-absence of taxa collected in stream I located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

**Material Suplementar 1. Tabela S2.** Matriz de presença-ausência dos taxa coletados no riacho II localizado em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Supplementary Material 1. Table S2.** Matrix of presence-absence of taxa collected in stream II located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

**Material Suplementar 1. Tabela S3.** Matriz de presença-ausência dos taxa coletados no riacho III localizado em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Supplementary Material 1. Table S3.** Matrix of presence-absence of taxa collected in stream III located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

**Material Suplementar 2.** Análise Permutacional Multivariada de Variância (PERMANOVA) com base nas matrizes de abundância dos trechos de cada riacho (I, II, III) localizado em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

**Supplementary Material 2.** Permutational analysis of variance (PERMANOVA) based on the abundance matrices of the stretches of each stream

(I, II, III) located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil.

**Material Suplementar 3.** Coordenadas geográficas (*Datum Córrego Alegre*) e médias e desvios-padrão das variáveis ambientais por trecho (A, B e C) de três riachos (I, II e III) localizados em um fragmento de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Trechos: A = montante; B = intermediário; C = jusante.

**Supplementary Material 3.** Geographic coordinates (*Datum Córrego Alegre*) and means and standard deviations of environmental variables per stretch (A, B and C) of three streams (I, II and III) located in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. Sections: A = upstream; B = intermediate; C = downstream.

Submitted: 13 October 2020

Accepted: 02 December 2022

Published online: 30 January 2023

Associate Editors: Ana Cláudia Delciellos