

Universidade Federal da Grande Dourados  
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais  
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

RELAÇÕES ENTRE CONDIÇÕES AMBIENTAIS, FILTROS ESPACIAIS E  
ESTRATÉGIAS DE DISPERSÃO NA ESTRUTURAÇÃO DE  
METACOMUNIDADE DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM OCOS DE  
ÁRVORES.

GABRIELA SCHULZ

Orientador: Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque

Dourados – MS

Março/2010

Universidade Federal da Grande Dourados  
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais  
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

RELAÇÕES ENTRE CONDIÇÕES AMBIENTAIS, FILTROS ESPACIAIS E  
ESTRATÉGIAS DE DISPERSÃO NA ESTRUTURAÇÃO DE  
METACOMUNIDADE DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM OCOS DE  
ÁRVORES.

GABRIELA SCHULZ

Orientador: Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em  
Entomologia e Conservação da  
Biodiversidade, da Universidade  
Federal da Grande Dourado como  
parte das exigências para a  
obtenção do título de Mestre em  
Entomologia e Conservação da  
Biodiversidade.

Dourados – MS

Março/2010

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central - UFGD

592.0524 Schulz, Gabriela  
S388r      Relações entre condições ambientais, filtros espaciais e estratégias de dispersão na estruturação de metacomunidade de invertebrados aquáticos em ocos de árvores. / Gabriela Schulz. – Dourados, MS : UFGD, 2010.  
58f.

Orientador: Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque  
Dissertação (Mestrado em Entomologia e Conservação da Biodiversidade) – Universidade Federal da Grande Dourados.

1. Fitotelmata. 2. Invertebrados aquáticos. 3. Ecologia. 4. Comunidades (Biologia). I. Título.

*A minha família, minha mãe Inês e ao meu pai Almiro (in memorian), ao meu tio Ademir, e ao meu marido Rodolfo pelo amor e confiança que sempre depositaram em mim.*

*“Que despertes para o mistério de estar aqui e compreendas a silenciosa imensidão da tua presença. Que tenhas alegria e paz no templo dos teus sentidos. Que recebas grande encorajamento quando novas fronteiras acenam. Que respondas ao chamado do teu Dom e encontre a coragem para seguir-lhe o caminho. Que a chama da raiva te liberte da falsidade. Que o ardor do coração mantenha a tua presença flamejante e que a ansiedade jamais te ronde. Que a tua dignidade exterior reflita uma dignidade interior da alma. Que tenhas vagar para celebrar os milagres silenciosos que não buscam atenção. Que sejas consolado na simetria secreta da tua alma. Que sintas cada dia como uma dádiva sagrada tecida em torno do cerne do assombro.”*

**John O’Donohue (2001)**

## AGRADECIMENTOS

A minha família, aos meus pais Almiro (*in memorian*) e Inês por me educarem para tempos de paz e de guerra. A minha irmã, Elisângela pelo carinho. Ao meu tio Ademir, que além de ser como um pai para mim, conseguiu enxergar na minha alma força e coragem quando eu mesma não conseguia ver. A minha tia Cláudia e aos meus primos Eduardo, Silvana e Thaíza, por todo o apoio e carinho.

Ao meu amado Rodolfo, pelo amor, dedicação e apoio, sem os quais não teria conquistado este título.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque pela amizade, incentivo e apoio mesmo antes de ser sua orientada.

Ao Tadeu Siqueira pela ajuda estatística e pelas preciosas dicas.

As minhas amigas e colegas Greici e Tathiane, pela ajuda em todos os momentos e pelas horas de companheirismo e aprendizado.

Ao Juarez e a Dani pela ajuda na identificação dos Coleóptera.

Aos amigos e companheiros, Mateus, Lucas, Rodolfo, Fábio e Luis, não só pela ajuda nas coletas na Mata Atlântica, mas por tudo que aprendi convivendo com estas pessoas maravilhosas.

A todos os professores e colegas do mestrado, principalmente ao professor Manoel Araécio Uchoa-Fernandes, por ter acreditado e confiado no meu potencial, e ao professor Rogério Silvestre pela amizade e confiança.

Ao Instituto Chico Mendes de Bonito-MS e a todos os seus funcionários pela ajuda e dedicação sem os quais este trabalho não poderia ter êxito.

A ONG Brasil Bonito de Bonito-MS e a todos os seus funcionários pelo apoio.

Aos proprietários das fazendas Pitangueiras, Santa Laura do Rio Perdido, América, Remanso, Califórnia, Serradinho, Morro Alto e Brasil Bonito, pelo apoio e confiança nesta pesquisa. A todos os funcionários destas fazendas pela hospitalidade e carinho que me receberam.

A Capes pelo apoio financeiro. E ao projeto “Invertebrados da Serra da Bodoquena” pelo suporte nas coletas.

E a todas as pessoas que contribuíram para este trabalho e para minha formação. Mesmo que seus nomes não estejam aqui (faltaria papel se eu citasse o nome de todos), vocês serão eternamente lembrados.

Obrigada a todos.

## **PREFÁCIO**

Este estudo teve início com um projeto intitulado “Predadores de topo em cavidades de árvore da Mata Atlântica” que tinha como hipótese que os predadores de topo encontrados em ocos de árvore seriam substituídos ao longo de um gradiente fitofisionômico de Mata Atlântica. Esta minha primeira hipótese, visto sua magnitude, não poderia ser respondida com o tempo e estrutura disponível no mestrado.

Talvez tenha sido um erro começar minha carreira na pesquisa científica com um projeto tão ousado. Não foram poucas às vezes em que, quando eu falava do meu projeto para outros profissionais, me perguntavam se eu estava no Doutorado, e quando eu dizia que não, me chamavam de, no mínimo, louca. Esta “loucura” me trouxe muitas experiências e posso dizer que aprendi muito, e que as situações me fizeram crescer pessoal e profissionalmente. Neste momento tenho mais clareza do que posso realizar com o tempo, e uma visão diferente sobre o suporte que é oferecido. É claro que pretendo retomar meu primeiro projeto como parte de meu trabalho no Doutorado.

Sempre tive uma tendência para a Ecologia, mas antes de começar a estudar Metacomunidade nunca pensei em realizar um trabalho tão teórico. No fim, me apaixonei pelo assunto e pretendo continuar minha carreira nesta linha, conjuntamente com os fitotelmatas. Depois de quase dois anos de trabalho fica claro o potencial do uso destes mirohabitats para responder questões referentes à metacomunidade.

A região da Serra da Bodoquena é totalmente diferente de qualquer ambiente que eu coletei anteriormente. O que torna ainda mais intrigante os resultados deste trabalho. Será que é assim que as coisas funcionam por lá? Ou será que alguma coisa

passou despercebida? Para uma região tão carente de qualquer tipo de estudo é difícil dizer.

Este trabalho não será o único produto desta pesquisa. Ainda há muita coisa a ser feita e explorada nestes preciosos dados.

Embora este texto esteja apresentado em forma de artigo, acrescentei figuras e esquemas ilustrativos adicionais que foram incluídos com o intuito de enriquecer o trabalho, mas será devidamente modificado de acordo com as normas e exigências da revista “Journal of Insect Conservation” a que será submetido. Também é importante lembrar que este trabalho será publicado em conjunto com os autores Fábio de Oliveira Roque, Greici Stefan e Tadeu Siqueira. Sabendo da importância de ter dissertações bilíngües, este trabalho ainda conta com a versão em inglês do texto no formato de artigo conforme a revista escolhida.



## SUMÁRIO

<b>Resumo.....</b>	<b>12</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>13</b>
<b>1. Introdução.....</b>	<b>14</b>
<b>2. Material e Métodos.....</b>	<b>17</b>
<b>2.1 Local de Estudo.....</b>	<b>17</b>
<b>2.2 Coleta e Identificação.....</b>	<b>18</b>
<b>2.3 Variáveis Locais.....</b>	<b>19</b>
<b>2.4 Análise dos Dados.....</b>	<b>20</b>
<b>3. Resultados.....</b>	<b>21</b>
<b>4. Discussão.....</b>	<b>24</b>
<b>5. Referências.....</b>	<b>28</b>
<b>6. Anexo.....</b>	<b>36</b>
<b>6.1 Versão do artigo em Inglês (English version).....</b>	<b>36</b>
<b>6.2 Material Complementar.....</b>	<b>54</b>

## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

**Figura 1.** (a) Localização do Estado de Mato Grosso do Sul no Brasil; (b) localização da região da Serra da Bodoquena; (c) contorno do PNSB mostrando a área de estudo e localização dos 41 ocos de árvore (numerados) na região da Serra da Bodoquena, Brasil.....17

**Figura 2.** Exemplos de ocos de árvore da região da Serra da Bodoquena. Foto: Schulz, G.....19

**Figura 3.** Esquema da Partição de variação de uma resposta variável  $Y$  entre dois conjuntos de preditores,  $X$  (e.g. fatores ambientais) e  $W$  (e.g. preditores espacial). A variação total de  $Y$  é dividida em sete componentes: (1) calcular fração  $[a + b + c]$  com base em dois conjuntos de matrizes predictoras  $[X, W]$  ( $[a + b + c] = R^2 Y | [W]$ ); (2) calcular fração  $[a + b]$  com base na matriz  $X$  ( $[a + b] = R^2 Y | X$ ); (3) calcular fração  $[b + c]$  com base na matriz  $W$  ( $[b + c] = R^2 Y | W$ ); (4) a única fração de variação explicada por  $X$ :  $[a] = [a + b + c] - [b + c]$ ; (5) a única fração de variação explicada pela  $W$ :  $[c] = [a + b + c] - [a + b]$ ; (6) a fração comum de variação compartilhada por  $X$  e  $W$ :  $[b] = [a + b + c] - [a] - [c]$  e (7) a fração residual de variação não explicada por  $X$  e  $W$ :  $[d] = 1 - [a + b + c]$ . As frações são estimadas pela estatística de  $R^2$  ajustado (Peres-Neto et al. 2006). Modificado de Peres-Neto e Legendre 2010.....21

**Tabela 1.** Média, Desvio Padrão (DP) e a máxima e a mínima das variáveis ambientais locais mensuradas dos ocos de árvore.....22

**Tabela 2.** Partição de variância dos dados de invertebrados de ocos de árvore (todos os táxons, táxons de dispersão passiva e de dispersão ativa) com os valores de  $p$  correspondentes. Os símbolos são os mesmos usados por Peres - Neto & Legendre,

2010. [a+b] total explicado por ambiente mais espaço; [b+c] variação explicada por espaço mais componente comum ambiente mais espaço; [a+b+c] variação explicada por todos os componentes; [a] variação explicada pelo ambiente puro; [b] variação explicada pela fração comum entre ambiente e espaço; [c] variação explicada pelo espaço puro e [d] variação não explicada.....**23**

## Resumo

SCHULZ, GABRIELA. Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade. UFGD. Março de 2010. **Relações entre condições ambientais, filtros espaciais e estratégias de dispersão na estruturação de metacomunidade de invertebrados aquáticos em ocos de árvore.** Orientador: Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque

Fatores ambientais locais e fatores espaciais podem atuar na estruturação das metacomunidades, mas o papel de cada um destes fatores e o papel da estratégia de dispersão dos organismos na sua estruturação ainda é controverso. Nós usamos dados de 41 ocos para avaliar o papel de fatores locais e espaciais na estruturação da metacomunidade geral, dos grupos de dispersão ativa e passiva. Nós esperávamos que condições ambientais locais explicassem a maior parcela da variabilidade na estrutura da metacomunidade de ocos de árvore, e considerando estratégias de dispersão dos organismos detectar maior importância de variáveis espaciais para os organismos com dispersão passiva comparados aos de dispersão ativa. O resultado mais evidente do nosso estudo é a grande quantidade de resíduo. No geral, não houve efeito significativo tanto do ambiente quanto do espaço na estrutura da comunidade de invertebrados, com a partição de variância revelando que a maior parcela da variabilidade não foi explicada – resíduo de 99%. Em relação ao grupo de dispersão ativa também não houve efeito significativo dos preditores, revelando um resíduo de 99%. No grupo de dispersão passiva, a maior parte da variabilidade também não foi explicada, entretanto, a parcela que corresponde ao ambiente conjuntamente com espaço explica significativamente 18% de variação. Descartando possíveis fontes de incerteza nos nossos dados, acreditamos que este estudo demonstra que um único modelo não é suficiente para explicar padrões de metacomunidades naturais, e entender os processos e mecanismos representados pelo elevado resíduo ainda permanece sem esclarecimentos nestas metacomunidades de ocos.

Palavras-chave: Dispersão ativa, dispersão passiva, estrutura de metacomunidade, fitotelmata.

## Abstract

SCHULZ, GABRIELA. Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade. UFGD. Março de 2010. **Relationship between environmental conditions, spatial filters and dispersal strategies in structuring a metacommunity of aquatic invertebrates in tree holes.** Orientador: Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque

Local environmental factors and spatial factors can act in the structuring of metacommunities, but the role of each of these factors and the role of strategies of organism dispersal in this structuring is still controversial. We used data from 41 tree holes to evaluate the role of local and spatial factors in the general metacommunity structuring of groups characterized by active and passive dispersal. We expected that local environmental conditions would explain the largest portion of variability in tree hollow metacommunity structure and that, considering strategies of organism dispersal, an increased importance of spatial variables would be detected for organisms with passive dispersal when compared to those with active dispersal. The most obvious result from our study is the large amount of unexplained residual variation. In general, no significant effect of either environment or space was observed on invertebrate community structure, with the partition of variance revealing that the largest portion of variability was not explained (99% residual). With regard to the active dispersal group, there was also no significant effect of these predictors, revealing 99% unexplained residual variation. In the passive dispersal group, most of the variability was also not explained; however, the portion that corresponds to the environment together with space significantly explains 18% of the variation. Discarding possible sources of uncertainty in our data, we believe that this study demonstrates that a single model is not sufficient to explain patterns of natural metacommunities, and our understanding of the processes and mechanisms that are represented by the high residual variation remains unclear in these tree hollow metacommunities.

Keywords: Active dispersion, passive dispersion, metacommunity structure, phytotelmata.

## 1. Introdução

Compreender os processos e mecanismos subjacentes aos padrões de diversidade biológica é um desafio à ciência desde as primeiras tentativas realizadas por exploradores da natureza (MacIntosh 1985) e representa a base de conhecimento para o desenvolvimento de estratégias de conservação e uso sustentável da biodiversidade (Convention of Biological Diversity 1992).

Variáveis ambientais, bióticas e abióticas, têm sido utilizadas para explicar e prever padrões de diversidade (Tokeshi 1999; Scott et al. 2002). Parte desta idéia possui raízes nas teorias de nicho de Hutchinson (1957) e de *templet* de Southwood (1977). Essas teorias têm como principal premissa que o ambiente seleciona de maneira determinística o conjunto de atributos biológicos das espécies capazes de coexistir numa determinada área. Nas últimas décadas esta visão tem sido modificada, principalmente pelo reconhecimento que as comunidades estão organizadas em múltiplas escalas, que processos não determinísticos como dispersão, colonização, especiação e extinção também atuam na estruturação de algumas comunidades (Ricklefs 1987; Levin 1992; Zobel 1997; Loreau 2000) e que elas podem ser modificadas por processos randômicos, análogos à deriva (Hubbel 2001). Este novo corpo teórico tem sido discutido intensamente na literatura ecológica na última década (Ricklefs 2008). Entretanto, como em muitas áreas da ecologia, o fato é que ainda temos poucos dados empíricos disponíveis, principalmente para regiões tropicais (Cottenie 2005). Tampouco sabemos qual é a importância dos processos locais e espaciais em conjunto ou isolados e em diferentes contextos (Hillebrand e Blenckner 2002).

A maioria dos estudos tende a considerar metacomunidades como um todo, sem fazer distinção entre diferentes categorias e estratégias ecológicas das espécies. Em metacomunidades nas quais seus componentes diferem marcadamente em suas

estratégias de dispersão (como organismos com dispersão passiva e ativa), é esperada uma contribuição diferenciada das variáveis ambientais e processos espaciais, como a encontrada por Thompson e Townsend (2006) em comunidades de insetos aquáticos.

O papel da estratégia de dispersão das espécies na estrutura de comunidades ainda é controverso. Em uma síntese sobre metacomunidades, Cottenie (2005) sugere que o tipo de dispersão é um aspecto determinante do tipo de metacomunidade. A estrutura de metacomunidade composta pelo grupo de dispersão passiva é explicada principalmente pelo componente ambiental, não apresentando sinal significativo de processos espaciais (Cottenie 2005). Para o grupo de dispersão ativa, o papel de processos espaciais parece aumentar com o aumento da escala. Já Vanschoenwinkel et al. (2007) demonstraram que fatores espaciais são importantes para comunidades do grupo de dispersão passiva em escalas pequenas.

Ocos de árvore cheios de água são habitats particularmente úteis para entender mecanismos e processos que influenciam a diversidade biológica, devido: i) sua dimensão relativamente pequena e limites claramente definidos (Kitching 1971; Lounibos 1983), o que permite solucionar um dos problemas em estudos de comunidades locais, onde ela começa e termina localmente (Srivastava et al. 2004); ii) são numerosos e existem em diferentes graus de isolamento permitindo abordar o papel da dispersão e outros processos espaciais na estrutura de comunidades (Paradise et al. 2008); iii) apresentam uma fauna característica (Fish 1983), composta por uma ampla gama de organismos, como insetos, anelídeos, anuros e microorganismos com diferentes poderes de dispersão (Greeney 2001; Pimm et al. 1991; Yanoviak et al. 2006); iv) São amostras naturalmente independentes, pois ocorrem dentro de ecossistemas maiores como uma série de unidades dispersas geograficamente. Eles são para todos os efeitos, replicados em toda a paisagem ecológica (Kitching 2000).

Historicamente os trabalhos sobre diversidade em ocos de árvore, particularmente de organismos aquáticos, têm focado no papel de variáveis ambientais locais. Dentre os fatores sugeridos como principais, destacam-se: volume de água (e.g. Yanoviak 1999), pH (e.g. Kitching 2000; Yanoviak 2001; Paradise 2000), quantidade de matéria orgânica (e.g. Carpenter 1982; Hard et al. 1989) e interações biológicas (e.g. Yanoviak 2001; Fincke e Hedström 2008; Yanoviak 1999; Kitching 2001). Considerando que muitas das informações disponíveis sobre os padrões de diversidade em ocos negligenciaram o papel de processos espaciais (e.g., dispersão, colonização), é provável que parte do conhecimento atual possa ter sido construído superestimando o papel de variáveis ambientais. Evidências recentes têm demonstrado isto. Por exemplo, Ellis et al. (2006) e Paradise et al. (2008), estudando a diversidade de insetos em ocos de árvore dentro de um paradigma de metacomunidade – um conjunto de comunidades locais conectadas por dispersão de uma ou mais espécies (*sensu* Leibold et al. 2004), com explícita inclusão de informações espaciais, demonstraram que embora fatores abióticos e bióticos sejam os principais preditores da estrutura de metacomunidades, elas também são influenciadas por fatores atuando regionalmente, como imigração e colonização.

Neste estudo, nós investigamos o papel de fatores ambientais locais e processos espaciais na estruturação de metacomunidades em ocos de árvore na maior área contínua de Mata Atlântica estacional da América do Sul – Serra da Bodoquena (Brasil). Uma região prioritária para estudos de biodiversidade (MMA 2002) e representante de um tipo de floresta pouco estudada com enfoque em fitotelmatas (ou seja, água acumulada em plantas; Varga 1928).

Nossa hipótese é que condições ambientais locais (e.g. arquitetura dos ocos, volume de água) explicam a maior parcela da variabilidade na estrutura da

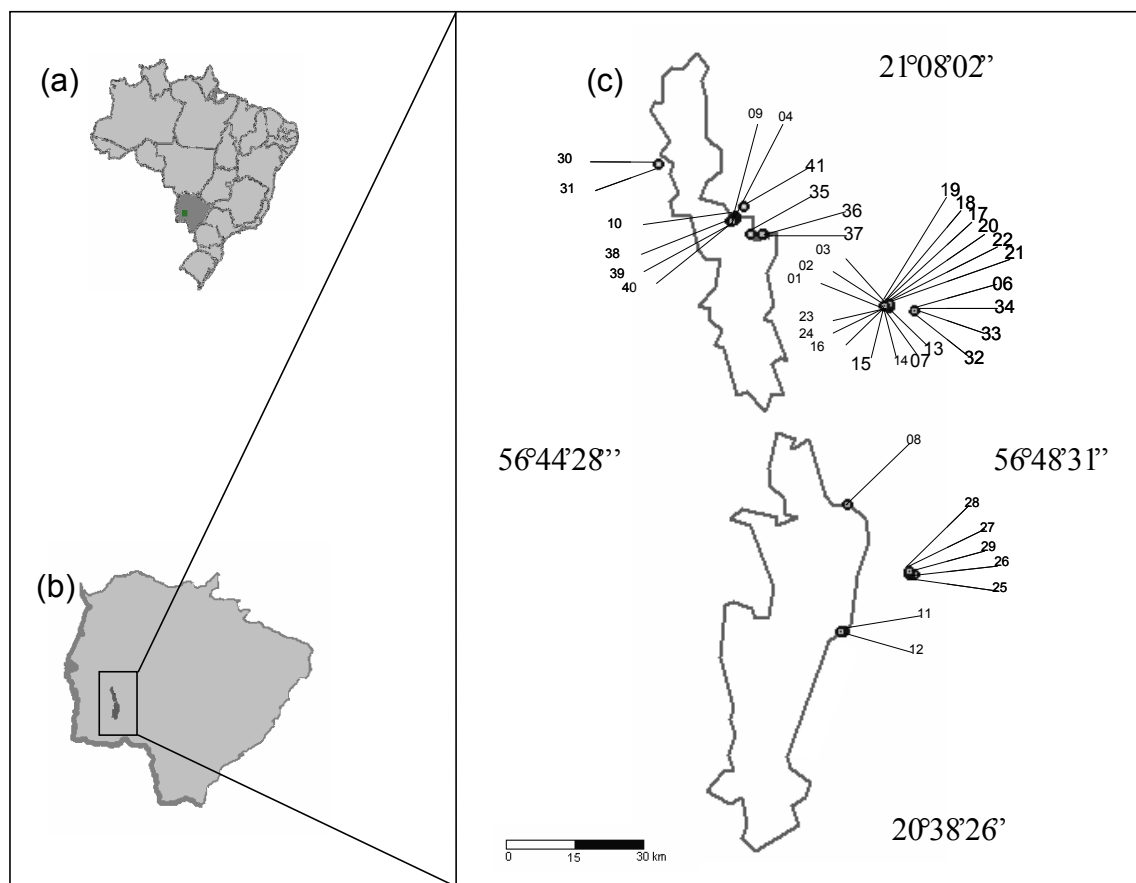


metacomunidade de ocos de árvore da Mata Atlântica estacional. Esperamos que esta explicabilidade ocorra de forma mais evidente com organismos de dispersão ativa, pois alguns insetos de fitotelmatas selecionam habitats para oviposição testando possivelmente a qualidade da água com o ovipositor como, por exemplo, nos estudos com Culicidae (Juliano 2009) e Pseudostigmatidae (Finkle 2006), sugerindo que o ambiente tem um papel importante na escolha do habitat.

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Local de Estudo

Investigamos as comunidades de 41 ocos de árvore em diferentes localidades de Mata Atlântica estacional semidecidual, na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil (Figura 1).



**Figura 1.** (a) Localização do Estado de Mato Grosso do Sul no Brasil; (b) localização da região da Serra da Bodoquena; (c) contorno do PNSB mostrando a área de estudo e localização dos 41 ocos de árvore (numerados) na região da Serra da Bodoquena, Brasil.

O estudo foi desenvolvido no Planalto da Bodoquena, uma região composta por um mosaico (MMA 2002), formada por campos alagados, cerrados, floresta estacional e o maior trecho de Mata Atlântica do estado de Mato Grosso do Sul (Campanili e Prochnow 2006; Pott e Pott 2003). Uma parte do planalto é conservada através do Parque Nacional da Serra da Bodoquena (PNSB), com área de 76.481 ha., cobrindo aproximadamente 0,2% da superfície do Mato Grosso do Sul (MS), dividido em dois fragmentos, um ao norte e outro ao sul e possui como cenário de fundo uma formação de montanhas de rochas calcárias (Campanili e Prochnow 2006). As altitudes variam entre 450 e 800 m, o clima, pela classificação de Köppen, é temperado úmido com verões quentes, com duas estações bem marcadas, sendo localmente influenciado pelo relevo, que ameniza as temperaturas. A temperatura média anual oscila entre 20 e 22 °C e a precipitação média anual variam de 1300 e 1700 mm. As maiores precipitações pluviométricas ocorrem entre os meses de outubro e abril, com períodos de seca entre maio e setembro (PCBAP, 1997).

## **2.2 Coleta e identificação**

Coletamos os fitotelmatas durante o período chuvoso de 2009, buscando ativamente as cavidades de árvore acessíveis (total de aproximadamente 45 horas de busca direta). Marcamos, fotografamos e obtivemos as coordenada geográficas usando GPS Garmin GPSMAP 60CSx de cada oco. Triamos as amostras em campo e fixamos os organismos em etanol absoluto, com exceção de Oligochaeta que fixamos em formol 4%, que posteriormente substituímos por etanol absoluto, em laboratório.

Incluimos todos os macroinvertebrados aquáticos neste estudo. Os táxons foram identificados até o menor nível taxonômico possível considerando as limitações de conhecimento da fauna Neotropical. A abundância dos indivíduos de Ostracoda foi estimada a partir de uma alíquota de 2ml do total da amostra homogeneizada e

extrapolada para o volume total da amostra calculando através de uma “regra de três” simples.

Distinguimos grupos de dispersão ativa e passiva assumindo que, larvas de insetos aquáticos podem alcançar os ocos de árvore através de suas formas adultas aladas que ali depositam seus ovos (grupo de dispersão ativa). Organismos estritamente aquáticos, como microcrustáceos e anelídeos, necessitam de algum mecanismo indireto de dispersão (grupo de dispersão passiva), como por exemplo, transporte por foresia (Lopez et al. 2005).

### 2.3 Variáveis locais

Medimos temperatura, pH e condutividade da água. Os seguintes dados morfométricos das árvores foram avaliados: altura acima do solo; dimensões da abertura (altura x largura) com as quais foi calculada a área da abertura; profundidade e a circunferência do tronco.



**Figura 2.** Exemplos de ocos de árvore da região da Serra da Bodoquena. Foto: Schulz, G.

O conteúdo dos ocos de árvore foi coletado com auxílio de um sifão, para aspirar grandes cavidades, ou uma seringa acoplada a um tubo de teflon para esvaziar ocos pequenos. A maioria dos detritos e sedimentos restantes foi retirada manualmente, dependendo da morfologia (Figura 2). Depois de seco, o sedimento foi pesado em balança de precisão. O volume foi medido imediatamente após a aspiração utilizando-se proveta graduada. Cada cavidade foi lavada por até três vezes para desalojar os animais presos nas paredes do oco.

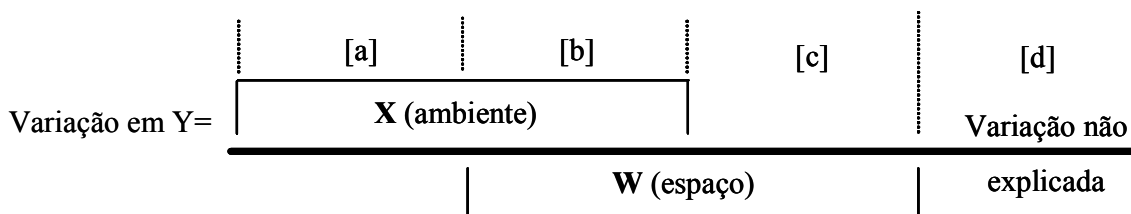
## **2.4 Análise dos dados**

Criamos preditores espaciais usando abordagem Principal Coordinates of Neighbor Matrices (PCNM, também conhecido como filtros espaciais baseados em vetores) (Griffith e Peres-Neto 2006). Nesta abordagem os autovetores são extraídos de uma matriz de conectividade ou distância entre as unidades de amostragem. Estes autovetores (chamados de filtros) descrevem a estrutura espacial dos dados em diferentes escalas (Diniz-Filho e Bini 2005).

Para avaliar possíveis relações entre a metacomunidade de invertebrados aquáticos de ocos (metacomunidade geral, de organismos com dispersão passiva e com dispersão ativa), preditores ambientais e filtros espaciais, aplicamos uma análise de redundância (RDA; Legendre e Legendre 1998) com procedimento de “forward selection”. A RDA pode ser entendida como um método para estender a regressão múltipla, que tem uma variável resposta (por exemplo, composição de espécies) e múltiplos preditores (por exemplo, dados ambientais e geográficos).

Aplicamos partição de variação (Legendre e Legendre 1998) para obter frações únicas de variação explicada apenas pelo ambiente (componente [a]) e espaço (componente [c]), a fração comum partilhada por ambiente e espaço (componente [b]), e a variação residual (d) não explicada (Figura 3.).

Todas as análises foram feitas no R-linguagem (R Development Core Team 2004) usando os seguintes pacotes: spacemaker (Boccard *et al.* 2004) para as análises de (PCNM) e mapas eigenfunction Moran (MEM), packfor (Dray *et al.* 2006) para o procedimento de “forward selection” e RDA, e vegan para análises de partição de variação baseadas em frações de variação ajustadas (Oksanen *et al.* 2008).



**Figura 3.** Esquema da Partição de variação de uma resposta variável Y entre dois conjuntos de preditores, X (e.g. fatores ambientais) e W (e.g. preditores espacial). A variação total de Y é dividida em sete componentes: (1) calcular fração  $[a + b + c]$  com base em dois conjuntos de matrizes preditoras  $[X, W]$  ( $[a + b + c] = R^2 Y | [W]$ ); (2) calcular fração  $[a + b]$  com base na matriz X ( $[a + b] = R^2 Y | X$ ); (3) calcular fração  $[b + c]$  com base na matriz W ( $[b + c] = R^2 Y | W$ ); (4) a única fração de variação explicada por X:  $[a] = [a + b + c] - [b + c]$ ; (5) a única fração de variação explicada pela W:  $[c] = [a + b + c] - [a + b]$ ; (6) a fração comum de variação compartilhada por X e W:  $[b] = [a + b + c] - [a] - [c]$  e (7) a fração residual de variação não explicada por X e W:  $[d] = 1 - [a + b + c]$ . As frações são estimadas pela estatística de  $R^2$  ajustado (Peres-Neto *et al.* 2006). Modificado de Peres-Neto e Legendre 2010.

### 3. Resultados

A maioria das variáveis ambientais mensuradas variou amplamente entre os ocos (Tabela 1). Por exemplo, volume de água variou de 4,78 ml (mínima) a 6000 ml (máxima), o pH variou entre 4,58 (mínima) e 8,58 (máxima).

No total de amostras foram encontrados 126.047 organismos separados em 39 morfo-espécies, das quais 33 pertencem a Insecta, 3 a Anellida, 1 a Acarina, 1 a Crustacea e 1 a Gastropoda (Material Complementar). Diptera foi o mais rico em espécies com 27 táxons, sendo que 8 pertencentes à Culicidae, com a presença de gêneros de importância médica como *Aedes*, *Anopheles*, *Culex* e *Haemagogus*. O organismo mais abundante encontrado foi Ostracoda com 124.525 indivíduos presentes em 13 ocos de árvore. A maior parte dos táxons encontrados são detritívoros, exceto o

Culicidae *Toxorhynchites* que é importante predador de topo em fitotelmatas (Steffan e Evenhuis 1981). Entre os insetos, Ceratopogonidae sp1 foi o mais abundante, com 136 indivíduos presentes em 12 ocos (material complementar). Apesar da falta de conhecimento taxonômico e bionômico sobre a fauna de macroinvertebrados fitotélmicos na região Neotropical, grande parte das famílias e gêneros encontrados já tinham sido reportado para este ambiente (Frank e Lounibos 1983; Greeney 2001; Kitching 2000).

**Tabela 1.** Média, Desvio Padrão (DP) e a máxima e a mínima das variáveis ambientais locais mensuradas dos ocos de árvore.

Variável	Média	DP	Máxima	Mínima
Altitude (m a.n.m.)	385,71	85,58	474	216
pH	7,19	0,77	8,58	4,58
Temperatura (°C)	23,66	3,80	32,09	13,56
Condutividade (µS/cm)	465,66	438,48	2487	56
Volume (ml)	666,90	1313,96	6000	4,78
Matéria Orgânica particulada grossa seca (g)	68,51	231,07	1432,45	0,15
Altura do Solo (cm)	78,32	50,17	201	7
Área da abertura (cm <sup>2</sup> )	182,08	289,79	1260	4,5
Profundidade (cm)	12,11	6,84	33	2,5
Circunferência (cm)	93,72	60,54	319	29,5

Foram gerados 8 filtros espaciais independentes através da aplicação do procedimento PCNM de modo que diferentes padrões de estrutura espacial em diferentes escalas foram incluídos como variáveis preditoras.

No geral, não houve efeito significativo, tanto do ambiente quanto do espaço na estrutura da comunidade de invertebrados, com a partição de variância revelando que a maior parcela da variabilidade não foi explicada – resíduo de 99% (Tabela 2). Em

relação aos táxons de dispersão ativa também não houve efeito significativo dos preditores, revelando um resíduo de 99%. No grupo de dispersão passiva, a maior parte da variabilidade também não foi explicada pelos preditores usados, entretanto a parcela (b+c) explica significativamente 18% de variação, em outras palavras ambiente + espaço + espaço puro, explica uma parcela da variação na estrutura desta comunidade.

Como o componente ambiental (fração [a]) não foi significativo nos conjuntos de dados, nós não reportamos qualquer valor do processo de seleção de variáveis (forward selection) aplicadas à análise de RDA, pois não possuem significado interpretativo.

**Tabela 2.** Partição de variância dos dados de invertebrados de ocos de árvore (todos os táxons, táxons de dispersão passiva e de dispersão ativa) com os valores de p correspondentes. Os símbolos são os mesmos usados por Peres - Neto & Legendre, 2010. [a+b] total explicado por ambiente mais espaço; [b+c] variação explicada por espaço mais componente comum ambiente mais espaço; [a+b+c] variação explicada por todos os componentes; [a] variação explicada pelo ambiente puro; [b] variação explicada pela fração comum entre ambiente e espaço; [c] variação explicada pelo espaço puro e [d] variação não explicada.

	Todos os táxons		Dispersão Passiva		Dispersão Ativa	
	R <sup>2</sup> Ajustado	p	R <sup>2</sup> Ajustado	p	R <sup>2</sup> Ajustado	p
[a+b]	0.001883658	0.477	0.1400558	0.112	-0.0012435702	0.523
[b+c]	0.025699572	0.009	0.1845191	0.002	0.0319102287	0.014
[a+b+c]	0.002781883	0.445	0.1425634	0.133	0.0002839233	0.486
[a]	-0.0229176891	0.793	-0.041955674	0.655	-0.031626305	0.822
[b]	0.0248013469	NA	0.182011497	NA	0.030382735	NA
[c]	0.0008982256	0.446	0.002507572	0.439	0.001527493	0.431
[d]	0.9972181166	NA	0.857436605	NA	0.999716077	NA

#### 4. Discussão

A expectativa inicial de que fatores ambientais teriam maior importância para a comunidade de dispersão ativa, não foi confirmada em nossa análise com exceção de uma baixa contribuição do conjunto de variáveis ambientais e espaciais para o grupo de dispersão passiva.

O modelo teórico geral que mais explica padrões de distribuição de metacomunidades em ambientes naturais tem sido o “species sorting” (Cottenie 2005), em outras palavras a visão predominante é aquela que o ambiente desempenha papel importante na seleção do conjunto de espécies que coexistem localmente, com gradiente ambiental heterogêneo. Estudos recentes em microcosmos têm demonstrado que os fatores ambientais locais explicam uma parte significativa da estrutura das comunidades (e.g. Paradise et al. 2008), ou mostraram que ambos os processos, regionais e locais, desempenham um papel importante na estruturação das comunidades de invertebrados (e.g. Vanschoenwinkel et al. 2007).

Assim, a falta de forte evidência de relação com estes preditores em nosso trabalho não pode ser considerada como um resultado esperado, entretanto alguns trabalhos têm sugerido que um único modelo de metacomunidade (Leibold et al. 2004) não é suficiente para abarcar toda complexidade de padrões encontrados na natureza. Recentemente, tem crescido o número de trabalhos demonstrando que explicações mais parcimoniosas podem envolver mais de um modelo, ou mesmo que fatores ambientais e espaciais usualmente avaliados, podem não explicar algumas dinâmicas de metacomunidades, como por exemplo, em estudo com fitoplâncton (Paradise et al. 2008; Nabout et al. 2009), diatomáceas (Heino et al. 2010), mosquitos em ocos de árvore (Ellis et al. 2006).



O resultado mais evidente de nossas análises foi a grande quantidade de resíduo em todos os modelos. A elevada quantidade de variação na estrutura de dados quantitativos de comunidade não explicada por preditores ambientais é frequentemente relatada em estudos ecológicos (e.g. Nabout et al. 2009; Heino et al. 2010), mesmo ainda sendo subestimado devido ao efeito da não publicação de dados negativos em ciência (Young et al. 2008).

A falta de explicação encontrada na estrutura da metacomunidade pode estar parcialmente relacionada à variação estocástica, variáveis ambientais importantes não incluídas no modelo, interações bióticas (competição, predação e ordem de chegada na colonização), a ruídos atribuídos a efeitos da escala (extensão espacial e escala de tempo do estudo) ou combinações entre eles (Nabout et al. 2009). Análises inadequadas também podem gerar falsas relações entre ambiente e comunidade. Adicionalmente abordagens como “amostragens momentâneas” também podem levar a falta de relação entre a comunidade e os preditores (Beisner et al. 2006), já que é possível amostrar ocos com diferentes idades temporais, e em diferentes momentos de sucessão.

Os fatores listados acima podem, a princípio, explicar porque não detectamos relações significativas entre a estrutura da metacomunidade de invertebrados de oco e o conjunto de preditores. No entanto acreditamos que algumas fontes de incerteza devem ser descartadas: i) As variáveis ambientais locais utilizadas (volume de água, matéria orgânica seca, pH, Condutividade e morfologia do oco) são reconhecidas como fundamentais na determinação da estrutura da comunidade e consideradas importantes em diversos estudos (Yanoviak 1999, 2001; Kitching 2000; Paradise 2000; Carpenter 1982; Hard et al. 1989). Assim como no estudo de Heino et al. (2010) com diatomáceas em córregos na Finlândia, as medidas ambientais variaram muito entre os locais, gerando um gradiente de condições que seriam potencialmente favoráveis a processos

de “species sorting”; ii) A Partição de Variância com base em análise canônica, como a RDA, é a mais comumente utilizada para investigar os padrões da comunidade de acordo com preditores ambientais e espaciais. Esse método permite compreender a contribuição do ambiente independente do espaço, e vice-versa, bem como controlar o efeito do erro tipo I inflado na avaliação do componente ambiental em relação à autocorrelação espacial (Peres - Neto e Legendre 2010). iii) Interações bióticas podem ser importantes na estruturação da comunidade e têm sido objetos freqüentes de estudos em microcosmos (e.g. Yanoviak 2001; Fincke e Hedström 2008; Yanoviak 1999; Kitching 2001). Juliano (2009) chama a atenção sobre o contexto dependência destas interações. Contexto dependência ocorre quando condições abióticas ou bióticas alteram a força ou o impacto das interações na população ou a natureza destas interações. Dessa forma, fatores abióticos podem estar correlacionados com as interações. Contudo, a própria complexidade das interações bióticas numa comunidade local pode dificultar uma compreensão clara de como essas relações determinam a estrutura da metacomunidade.

Na perspectiva de Pandit et al. (2009), táxons especialistas de habitat são governados por processos ambientais (“species sorting” e efeitos de massa) enquanto os generalistas de habitat por processos espaciais (“patch dynamics” e modelo neutro). No nosso trabalho, podemos considerar o grupo de dispersão ativa especialista de habitat por constituírem uma fauna onde os adultos são alados e tem a possibilidade de escolher o oco de árvore mais apropriado para as suas necessidades. Assim, poderíamos esperar que processos ambientais locais contribuíssem fortemente na estruturação da comunidade deste grupo, entretanto nossas análises demonstram claramente que isto não ocorre.

Além das possíveis fontes de incerteza já discutidas, o que pode explicar parcialmente a falta de relação tanto do espaço quanto do ambiente, no grupo de dispersão ativa, é a monopolização do habitat pelo táxon pioneiro na colonização como demonstrado por Urban e Meester (2009). Nos nossos dados, por exemplo, cerca de 10 % dos ocos tiveram ocorrências de um único táxon. Em 80% dos casos houve dominância de um táxon com abundância maior que 50% do total de indivíduos do fitotelmata. Esses dados podem ser um indicativo de monopolização de habitat.

Seguindo a mesma lógica (Pandit et al. 2009), o grupo de dispersão passiva pode ser considerado como generalista uma vez que dependem de mecanismos indiretos para dispersar. Nossos resultados mostram que somente os componentes b + c explicaram (18%) a estrutura deste grupo. Entender o papel das frações b+c é um grande desafio teórico e prático em ecologia (Peres - Neto e Legendre 2010). Considerando a fração b isoladamente, ela pode representar o conjunto ambiente + espaço, que pode ser interpretado como o papel de variáveis ambientais mensuradas, que por sua vez estão estruturalmente espacializadas. Por outro lado o componente b pode representar também uma covariação entre variáveis ambientais mensuradas e preditores importantes não mensurados que são estruturados espacialmente. Já considerando o componente c isoladamente – ou legado do espaço – ele pode representar interações biológicas, dispersão e/ou efeito de variáveis não medidas no modelo ou um conjunto destes fatores.

Enfim, com o nível de informação que temos sobre estas comunidades não temos condições de desvendar os processos e mecanismos representados pela fração b+c conjuntamente na estrutura dos invertebrados de dispersão passiva, entretanto acreditamos que o comportamento de dispersão mediado por hospedeiros que são ativos (e.g. transporte de Ostracoda e Annelida aderidos à pele de anfíbios e répteis, Lopez et

al. 2005), que por sua vez devem responder a fatores ambientais estruturados espacialmente (e.g. umidade) deve explicar parte da variação encontrada. O fato interessante é que dos 80% dos ocos em que houve dominância de um táxon, 64% dos casos são dominados pelo grupo de dispersão passiva. De acordo com a idéia de monopolização de habitat de Urban e Meester (2009), isso sugere que o grupo de dispersão passiva pode ser o principal colonizador destes habitats. Isso pode ser possível, pois suas exigências de habitat devem ser baixas já que seu local de estabelecimento é determinado por seu hospedeiro.

Finalmente, acreditamos que nosso trabalho adiciona mais evidências de que um único modelo não é suficiente para explicar metacomunidades naturais, entretanto entender os processos e mecanismos representados pelo elevado resíduo nestas metacomunidades de ocos ainda permanece sem esclarecimentos e abertos a debates. A possibilidade de que estas comunidades de ocos poderiam ser reguladas por processos estocásticos bióticos e abióticos, resultando em comunidades aleatoriamente estruturadas não pode ser completamente excluída e devem ser incluídos como potenciais fatores de estruturação da comunidade em estudos futuros.

## **5. Referências**

- Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindstrom ES, Barnett A, Longhi ML (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826–1832
- Campanili M, Prochnow M (2006) Os estados da Mata Atlântica. Campanili M e Prochnow M (ed) In: *Mata Atlântica – uma rede pela floresta*. RMA, Brasília, pp 142

- Carpenter SR (1982) Stemflow chemistry: effects on population dynamics of detritivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. *Oecologia* 53: 1–6
- Convention of Biological Diversity - CDB (1992) <http://www.biodiv.org/convention/articles.asp?>. Acesso em 12 de fevereiro de 2010
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8: 1175-1182
- Diniz-Filho JAF, Bini LM (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Glob Ecol Biog* 14: 177–185
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecol. Model* 196: 483-493
- Ellis AM, Lounibos LP, Holyoak M (2006) Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes. *Ecology* 87: 2582-2590
- Fincke OM, Hedström I (2008) Differences in colonization by Neotropical tree-holes damselflies (Odonata: Pseudostigmatidae): Implications for forest conversion. *Stud Neotrop Fauna Environ* 43: 35-45
- Fincke OM (2006) Use of Forest and Tree Species, and Dispersal by Giant Damselflies (Pseudostigmatidae): Their Prospects in Fragmented Forests. In: Adolfo Cordero Rivera (ed) Fourth International Symposium of Odonatology. Pensoft Publishers, Moscow, July 2005: 103-125
- Fish D (1983) Phytotelmata: Fauna and Flora. In: Frank JH e Lounibos LP(ed) *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities*. Plexus Publishing Inc., New Jersey, pp1-28
- Fonseca GAB (1985) The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biol Conserv* 34: 17–34

- Frank JH, Lounibos LP (1983) *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities*. Plexus Publishing Inc., New Jersey
- Greeney HF (2001) The insects of plants-held waters: a review and bibliography. *J Trop Ecol* 17: 241-260
- Griffith DA, Peres-Neto PR (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87:2603–2613
- Hard JJ, Bradshaw WE, Malarkey DJ (1989) Resource- and density-dependent development in tree-hole mosquitoes. *Oikos* 54: 137–44
- Heino J, Bini LM, Karjalainen SM, Mykka H, Soininen J, Vieira LCG, Diniz-Filho JAF (2010) Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119:129-137
- Hillebrand H, Blenckner T (2002) Regional and local impact on species diversity – from pattern to process. *Oecologia* 132: 479–491
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415–427
- IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1993) *Mapa da vegetação do Brasil Escala 1:5.000.000, 2ª ed.* Rio de Janeiro
- Juliano SA (2009) Species Interactions Among Larval Mosquitoes: Context Dependence Across Habitat Gradients. *Annu Rev Entomol* 54: 37–56
- Kitching RL (1971) A ecological study of water filled tree-holes and their position in the woodland ecosystem. *J Anim Ecol* 40: 281-302

- Kitching RL (2000) Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, England
- Kitching KL (2001) Food webs in Phytotelmata: “Bottom-up” and “Top-Down” Explanations for Community Structures. *Annu Rev Entomol* 46: 729-760
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967
- Loreau M (2000) Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecol Lett* 3:73–76
- Lounibos LP (1983) The mosquito community of treeholes in subtropical florida. In: Frank JH, Lounibos LP (ed) *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities*. Plexus, Medford, New Jersey, 223-246
- Lopez LCS, Filizola B, Deiss I, Rios RI (2005) Phoretic behaviour of bromeliad annelids (*Dero*) and ostracods (*Elpidium*) using frogs and lizards as dispersal vectors. *Hydrobiologia*. 549:15–22
- McIntosh RP (1985) The background of ecology: concept and theory. Cambridge University Press, UK.
- MMA. Ministério do Meio Ambiente. (2002) Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. MMA/SBF, 404

- Myers N, Mittermeier RM, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for Conservation Priorities. *Nature* 403:853-858
- Nabout JC, Siqueira T, Bini LM, Nogueira IS (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecol* 35:720–726
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O’Hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2008) *Vegan: community ecology package*. R package version 1.15-0.: <http://cran.r-project.org/>, <http://vegan.r-forge.rproject.org/>
- Pandit SN, Kolasa J, Cottenie K (2009) Contrast between habitat generalist and specialist: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* 90:2253-2262
- Paradise CJ (2000) Effects of pH and resources on a processing chain interaction in simulated treeholes. *J Anim Ecol* 69:651-658
- Paradise CJ, Blue JD, Burkhart JQ, Goldberg J, Harshaw L, Hawkins KD, Kegan B, Krentz T, Smith L, Villalpando S (2008) Local and regional factors influence the structure of treehole metacommunities. *BMC Ecol* 8:22
- PCBAP: Análise integrada e prognóstica da Bacia do Alto Paraguai, BRASIL (1997) Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal. Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai (Pantanal). Programa Nacional do Meio Ambiente. Projeto Pantanal 3: 369
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–2625
- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Glob Ecol Biogeo* 19:174–184



- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature* 350:669-674
- Pott A, Pott, VJ (2003) Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do Sul. In: *Fragmentação Florestal e Alternativas de Desenvolvimento Rural na Região Centro-Oeste*, R.B. Costa (org.) UCDB. Mato Grosso do Sul, 26-52
- R Development Core Team (2004) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni F, Hirota MM (2009) Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171
- Ricklefs RE (2008) Disintegration of the Ecological Community. *Am Nat* 172: 741-750
- Scott JM, Heglund PJ, Samson F, Haufler J, Morrison M, Raphael M, Wall B (2002) *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, California
- Srivastava DS (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends Ecol Evol* 19:379-384
- Steffan WA, Evenhuis NL (1981) Biology of Toxorhynchites. *Annu Rev Entomol* 26:159-181
- Tokeshi M (1999) *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, Oxford

- 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. *J Anim Ecol* 5:476-484
- Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *J Anim Ecol* 46:337-65
- Urban CM, De Meester L (2009) Community monopolization: adaptation enhances priority effects in an evolving metacommunity. *Proc R Soc* 276:4129-4138
- Varga L (1928) Ein interessanter biotope der biocönose von wasserorganismen. *Biol Zentralblatt* 48:143-162
- 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* 116:1255-1266
- Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. *Trends Ecol Evol* 12:266-269
- Yanoviak SP (1999) Distribution and abundance of *Microvelia caviola polhemus* (Heteroptera: Veliidae) on Barro Colorado Island, Panama. *J NY Entomol Soc* 107:38-45
- Yanoviak SP (2001) The Macrofauna of water-filled tree-holes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*. 33:110-120
- Yanoviak SP, Lounibos LP, Weaver SC (2006) Land use affects macroinvertebrate community composition in phytotelmata in the Peruvian Amazon. *Annals Entomol Soc Am* 99:1172-1181

Young NS, Ioannidis JPA, Al-Ubaydli O (2008). Why current publication practices may distort science. *PLoS Med.* 5:201

## 6. Anexo

### 6.1. Versão do artigo em Inglês (English version)

#### **Relationship between environmental conditions, spatial filters and dispersal strategies in structuring a metacommunity of aquatic invertebrates in tree holes.**

##### **Abstract**

The role of environmental and spatial processes, and the strategies of organism dispersal in this structuring local communities is still controversial. We used data from 41 tree holes in a seasonal Atlantic forest in Brazil to evaluate the relative role of local environmental and spatial variables as drivers of metacommunities composed of groups characterized by active and passive dispersal. We expected that habitat conditions would explain the largest portion of variation in tree holes metacommunity structure and that, considering strategies of organism dispersal, an increased importance of spatial variables would be detected for organisms with passive dispersal when compared to those with active dispersal. No significant effect of either environment or space was observed on the overall invertebrate community structure, active dispersal group, or passive dispersal group. Same discarding possible sources of uncertainty in our data, our understanding of the processes and mechanisms that are represented by the high residual variation, still remains unclear in these tree holes metacommunities.

**Keywords:** Active dispersal · passive dispersal · metacommunity structure · phytotelmata.

##### **Introduction**

Understanding the underlying processes of biodiversity patterns has been a scientific challenge since the first attempts by natural explorers (McIntosh 1985) and it represents the foundation of knowledge required for developing conservation strategies and the sustainable use of biodiversity (Convention of Biological Diversity 1992).

Biotic and abiotic variables have long been used to explain and predict diversity patterns (Tokeshi 1999; Scott et al. 2002). The rationale for this is partially rooted in Hutchinson's niche concept (1957) and Southwood's template (1977). The cornerstone of these theories is that the environment selects the set of biological attributes of the species capable of coexisting in a

given area, in a deterministic manner. In recent decades, this view has been modified, mainly due to the recognition that communities are organized at multiple scales, that non-deterministic processes such as dispersal, colonization, speciation and extinction also act as drivers of diversity patterns (Ricklefs 1987; Levin 1992; Zobel 1997; Loreau 2000), and that they can be modified by random processes analogous to drift (Hubbell 2001). This new body of theories has been discussed intensively in the ecological literature in the last decade (Ricklefs 2008). However, as in many areas of ecology, the fact that we still have little empirical data available especially for tropical regions (Cottenie 2005). Additionally, we do not fully understand the importance of environmental and spatial processes, together or individually, in different contexts (Hillebrand and Blenckner 2002).

Most studies tend to consider metacommunities as a whole, without distinguishing between the different ecological traits of the species. In metacommunities in which species clearly differ in their dispersal strategies (such as organisms with passive and active dispersal), a differential contribution of environmental variables and spatial processes is expected (Thompson and Townsend 2006). The role of species dispersal strategies in community structure is still controversial. In a synthesis on metacommunities, Cottenie (2005) suggests that the type of dispersal is a determining aspect of the type of metacommunity. The structure of a metacommunity composed of a group of passive dispersal species is explained mainly by the environmental component, showing no significant sign of the effects of spatial processes. For the active dispersal group, the role of spatial processes seems to increase with

the increase of scale (Cottenie 2005). In contrast, Vanschoenwinkel et al. (2007) demonstrated that spatial factors are important to communities of small-scale passive dispersal species.

Water-laden tree holes are particularly useful habitats for understanding processes that affect biodiversity due to i) their relatively small size and clearly defined boundaries (Kitching 1971; Lounibos 1983), which allow investigators to determine where the habitat begins and ends, solving one of the problems associated with the study of local communities (Srivastava et al. 2004); ii) the fact that they are numerous and exist in different degrees of isolation, allowing investigators to address the role of dispersal and other spatial processes in the structure of communities (Paradise et al. 2008); iii) their characteristic fauna (Fish, 1983), which is composed of a wide range of organisms, including insects, annelids,

anurans and microorganisms with different dispersal abilities (Greeney 2001; Pimm et al. 1991; Yanoviak et al. 2006); and iv) the fact that they are naturally independent samples because they occur within larger ecosystems as a series of geographically dispersed units. They are, to all intents and purposes, replicated across the ecological landscape (Kitching 2000).

Historically, studies on tree holes diversity, particularly of aquatic organisms, have focused on community-environment relationships. Among the factors considered to have main effects on community structure are the volume of water (e.g. Yanoviak 1999), pH (e.g. Kitching 2000; Yanoviak 2001; Paradise 2000), amount of organic matter (e.g. Carpenter 1982; Hard et al. 1989) and biological interactions (e.g. Yanoviak 2001; Fincke and Hedström 2008; Yanoviak 1999; Kitching 2001). Considering that much of the available information on

diversity patterns in tree holes has been generated without considering the potential role of spatial processes (e.g. dispersal, colonization), it is likely that part of our current knowledge has been constructed overestimating the role of environmental variables. For example, Ellis et al. (2006) and Paradise et al. (2008), studying insect diversity in tree holes within a metacommunity paradigm (a set of local communities connected by the dispersal of one or more species, *sensu* Leibold et al. 2004) with explicit inclusion of spatial information, demonstrated that although abiotic and biotic factors are the main predictors of metacommunity structure, they are also influenced by regionally acting factors, such as immigration and colonization.

In this study, we investigated the relative role of local environmental factors and spatial processes in structuring tree holes invertebrate communities in the largest continuous

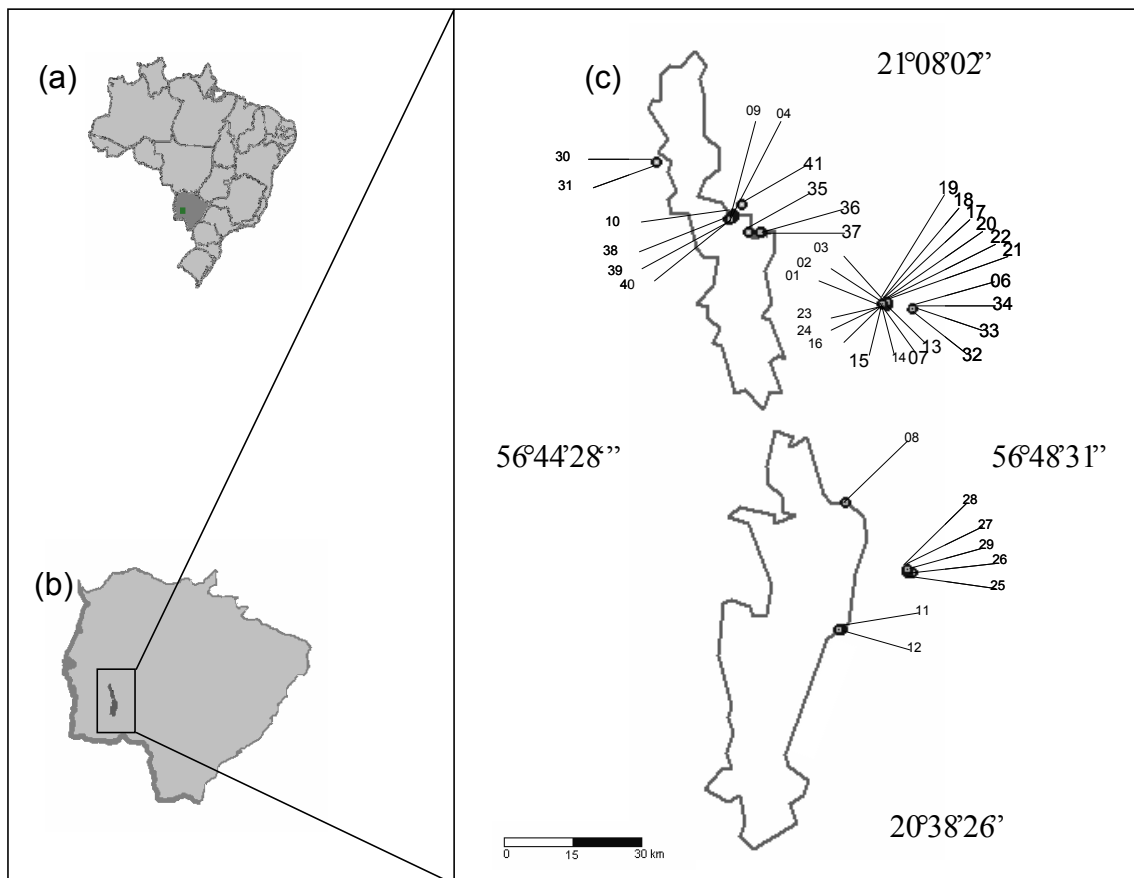
area of the seasonal Atlantic forest of South America, Serra da Bodoquena (Brazil). This is considered a priority area for biodiversity studies (MMA 2002) and is representative of a forest type where have been conducted few studies focusing on phytotelmata, term coined by Varga (1928), to designate habitats formed by water accumulated in plants. Our hypothesis was that local environmental conditions (e.g. tree holes architecture, volume of water) would explain the largest portion of variation in the structure of tree holes communities. We expected that these variables would be more important for organisms with active dispersal. This is because some phytotelmata insects – e.g. Culicidae (Juliano 2009) and Pseudostigmatidae (Finke 2006) – may select habitats for oviposition by testing water quality with their ovipositor, suggesting that the environment has an important role in the choice of an habitat.

## Materials and Methods

### *Study area*

The study was conducted at the Bodoquena Plateau (Figure 1), a region composed of a mosaic (MMA 2002) formed by flooded fields, savannas, seasonal forest and the largest extension of Atlantic Forest in Mato Grosso do Sul (Campanili and Prochnow 2006). A portion of the plateau is protected by the Bodoquena National Park

(Parque Nacional da Serra da Bodoquena – PNSB), with an area of 76,481 ha, covering approximately 0.2% of the surface area of the Mato Grosso do Sul State. The altitude in the region ranges between 450 and 800 m. The climate is temperate-humid with hot summers and two well-defined seasons, being locally influenced by topography that alleviates temperatures. The annual temperature average



**Fig. 1.** (a) Location of the State of Mato Grosso do Sul in Brazil, (b) location of the Serra da Bodoquena, (c) contour of PNSB showing the study area and location of the 41 tree holes (numbered) in the Serra Bodoquena, Brazil.



fluctuates between 20 and 22°C, and the annual rainfall average varies from 1,300 to 1,700 mm. The highest rainfall occurs between October and April, with dry periods between May and September (PCBAP 1997).

#### *Sampling and identification*

We sampled phytotelmata in tree holes during the rainy season of 2009, actively seeking accessible tree cavities during a total of approximately 45 hours of direct searching. Each hole was marked and photographed, and their geographical coordinates were obtained using GPS (Garmin GPSMAP 60Csx). We sorted the individuals in the field and fixed them in absolute ethanol, except for Oligochaeta, which we fixed in 4% formaldehyde that we subsequently replaced by absolute ethanol in the laboratory.

Specimens were identified to the lowest taxonomic level possible, considering the limitations of knowledge on Neotropical fauna. The

abundance of Ostracoda was estimated from a 2-ml aliquot of the total homogenized sample and extrapolated to the total sample volume. We distinguished groups of active and passive dispersal by assuming that aquatic insect larvae can reach tree holes through their winged adult forms laying their eggs there (active dispersal group) and that strictly aquatic organisms, such as microcrustaceans and annelids, require some indirect mechanism of dispersal (passive dispersal group), such as phoresy transport (Lopez et al. 2005).

#### *Environmental variables*

In each sampled tree holes we measured the temperature, pH and conductivity of the water, height above ground, depth and circumference of the trunk, and holes dimensions (height x width), which were used to calculate the area of opening.

The content of the tree holes was collected either by using a siphon to

suck larger cavities, or a syringe attached to a Teflon tube to empty small holes. Most of the remaining debris and sediment was removed manually, depending on hole morphology. Once dried, the sediment was weighed on a precision scale. The volume was measured immediately after aspiration using a graduated cylinder. Each cavity was washed up to three times to dislodge the animals trapped in the hollow walls.

#### *Data analysis*

We included spatial predictors in our analyses by using the principal coordinates of neighbor matrices approach (PCNM, also known as vector-based spatial filters; Griffith and Peres-Neto 2006). In this approach, eigenvectors are extracted from an array of connectivity or distance between sampling units. These spatial eigenvectors can be considered as independent schemes of how tree holes are geographically related to each other,

expressed as a set of new variables indicating spatial relationships (i.e. spatial structure) among them at different scales (see Diniz-Filho and Bini 2005, Griffith and Peres-Neto 2006 for a detailed description of the method).

To evaluate possible relationships between the invertebrate communities of the holes (general metacommunity of organisms with passive and active dispersal), environmental predictors and spatial filters, a redundancy analysis was applied (RDA; Legendre and Legendre 1998) with a forward selection procedure (Blanchet et al. 2008). The RDA can be understood as a method to extend multiple regression that has one multivariate response variable (for instance, species composition) and multiple predictor matrices (such as environmental and geographical data).

We applied variation partitioning (Borcard et al. 1992) to

obtain the unique fractions of variation (with corresponding  $R^2$  and  $P$ -values) explained only purely by the environment (component [a]) and space (component [c]), the common fraction of variation shared by environment and space (component [b]) and unexplained residual variation [d]. Following Blanchet et al. (2008), we first ran a global RDA with the two sets of explanatory variables to model the response variable for each matrix. If the global test was significant for a given set of variables (environmental or spatial), we selected the most important variables for explaining total variation within the matrix and used them as predictor variables in variation partitioning.

We transformed response matrices by using Hellinger transformation (Legendre and Gallagher 2001) prior to analyses because this method minimizes the effects of the large number of zeros species matrices.

All analyses were performed in R language (R Development Core Team 2004) using the following packages: Spacemaker (Borcard et al. 2004) for PCNM analysis and Moran eigenfunction maps (MEM), packfor (Dray et al. 2006) for the forward selection procedure, and vegan for RDA and variation partitioning (Oksanen et al. 2008).

## Results

Most of the environmental variables measured varied widely between the tree holes (Table 1). For example, the volume of water ranged from 4.78 ml (minimum) to 6,000 ml (maximum), the pH ranged between 4.58 (minimum) and 8.58 (maximum).

We found a total of 126,047 organisms belonging to 39 morpho-species, of which 33 belong to Insecta, 3 to Annelida, 1 to Acarina, 1 to Crustacea and 1 to Gastropoda (Supplementary Materials). Diptera was the richest order with respect to the

**Table 1** Mean, Standard Deviation (SD) and maximum and minimum of local environmental variables measured in tree holes.

Variable	Mean	SD	Minimum	Minimum
Altitude (m a.n.m.)	385,71	85,58	474	216
pH	7,19	0,77	8,58	4,58
Temperature (°C)	23,66	3,80	32,09	13,56
Conductivity (µS/cm)	465,66	438,48	2487	56
Volume (ml)	666,90	1313,96	6000	4,78
Coarse particulate organic matter dry weight(g)	68,51	231,07	1432,45	0,15
Soil heighth (cm)	78,32	50,17	201	7
Area opening (cm <sup>2</sup> )	182,08	289,79	1260	4,5
Depth (cm)	12,11	6,84	33	2,5
Circumference (cm)	93,72	60,54	319	29,5

number of species with 27 taxa, of which 8 belonged to Culicidae, including the presence of medically important genera such as *Aedes*, *Anopheles*, *Culex* and *Haemagogus*. The most abundant organism was Ostracoda with 124,525 individuals present in 13 tree holes. Most taxa are detritivores except for *Toxorhynchites* (Culicidae), which is an important

phytotelmata top predator (Steffan and Evenhuis 1981). Among the insects, Ceratopogonidae sp1 was the most abundant, with 136 individuals present in 12 holes. Despite the lack of taxonomic and bionomic knowledge on macroinvertebrate phytotelmata in the Neotropical region, most families and genera found here had already been reported for this environment (Frank and Lounibos 1983; Greeney 2001;

Kitching 2000).

No significant effect of either environment or space was observed on the overall invertebrate community structure, active dispersal group, or passive dispersal group (Table 2).

considered all taxa together ( $\text{adj.}R^2 = 0.003$ ,  $P = 0.009$ ) and when we considered the passive group ( $\text{adj.}R^2 = 0.18$ ,  $P = 0.002$ ). But, after taking into account the environmental matrix the significance disappeared in both cases

**Table 2** Partition of variance in tree holes of invertebrates (all taxa, taxa scatter passive and active dispersal) with corresponding p values. Symbols are the same used by Peres - Neto & Legendre, 2010. [a + b] calculated fraction based on the environmental matrix; [b + c] calculated fraction based on the spatial matrix, [a + b + c] calculated fraction based on both sets of predictor matrices, [a] variance explained solely by environment, [b] variation explained by the common fraction between environment and space, [c] variance explained solely by space and [d] unexplained variation.

	All taxa		Dispersal passive		Dispersal active	
	R <sup>2</sup> Adjusted	p	R <sup>2</sup> Adjusted	p	R <sup>2</sup> Adjusted	p
[a+b]	0.001883658	0.477	0.1400558	0.112	-0.0012435702	0.523
[b+c]	0.025699572	0.009	0.1845191	0.002	0.0319102287	0.014
[a+b+c]	0.002781883	0.445	0.1425634	0.133	0.0002839233	0.486
[a]	-0.0229176891	0.793	-0.041955674	0.655	-0.031626305	0.822
[b]	0.0248013469	NA	0.182011497	NA	0.030382735	NA
[c]	0.0008982256	0.446	0.002507572	0.439	0.001527493	0.431
[d]	0.9972181166	NA	0.857436605	NA	0.999716077	NA

We found that the component [b+c], which represents the amount of variation explained by the spatial matrix, was significant when we

and, in the case of the passive group, the amount of variation explained by [b+c] was completely transferred to [b]. Because the pure environmental component (fraction [a]) was not

significant, we do not report any value of the variable selection procedure (forward selection) for this component.

## **Discussion**

The species sorting framework has been the general theoretical model that best explains distribution patterns of metacommunities in natural environments (Cottenie 2005). In other words, the prevailing view is that the environmental heterogeneity plays a predominant role in the selection of the set of species that coexist locally. Recent studies in microcosms have shown that local environmental factors explain a significant part of variation in community structure (e.g. Paradise et al. 2008), or that both environmental and dispersal processes play an important role in structuring invertebrate communities (e.g. Vanschoenwinkel et al. 2007). The lack of strong evidence for a relationship using these predictors in our study cannot be regarded as an expected result. Some studies have

suggested that a single metacommunity model (Leibold et al. 2004) is not sufficient to explain the complexity of patterns found in nature. These studies suggest that explanations may involve more than one model and that the environmental and spatial factors that are usually assessed may not explain some metacommunity dynamics, for example, in studies on phytoplankton (Paradise et al. 2008; Nabout et al. 2009), diatoms (Heino et al. 2010), and mosquitoes in tree holes (Ellis et al. 2006).

According to Pandit et al. (2009), habitat-specialized species are governed by environmental processes (species sorting and mass effects), whereas habitat generalists are governed by spatial processes (patch dynamics and neutral model effects). In our study, we can consider the active dispersal group as a habitat specialist because they constitute a group in which the adults are winged and have the ability to

choose the tree holes that is most suitable for their preferences. Thus, we expected that local environmental processes would have contributed to the community structuring of this group, though our analyses clearly show that this did not occur in the communities we investigated. Following a similar logic, the passive dispersal group could be considered generalists because they depend on indirect mechanisms for dispersal. We showed that 18% of the variation in the structure of this group could be attributed to the component [b]. This can be interpreted as the role of the measured environmental variables, which, in turn, are spatially structured, or a covariation between the measured environmental variables and important unmeasured predictors that are spatially structured. Therefore, the passive dispersal group seems to vary in space following an environmental gradient that is also spatially structured.

The most surprising and evident result of our analysis, however, was the massive amount of unexplained variation in all of our models. The lack of explanation that we found for metacommunity structure may be partly related to stochastic variation, important environmental variables not included in the model, biotic interactions (competition, predation and order of arrival during colonization), noise attributed to the effects of scale (spatial extension and timescale of the study) or a combination of these factors (Nabout et al. 2009). Inadequate analyses can also generate false relationships between environment and community. Additionally, approaches such as snapshot sampling can also lead to a lack of a relationship being found between the community and the predictors (Beisner et al. 2006) because it is possible to sample holes with different ages at different succession times.

The aforementioned factors, in principle, could explain why we did not detect significant relationships between the structure of the tree holes invertebrate metacommunity and the set of predictors. However, we believe that some sources of uncertainty should be discarded: i) the local environmental variables used (volume of water, dry organic matter, pH, conductivity and hole morphology) are recognized as fundamental in determining the structure of the community (Yanoviak 1999, 2001; Kitching 2000; Paradise 2000; Carpenter 1982; Hard et al. 1989). The environmental variables we measured in this study varied widely between sites, generating a gradient of conditions that would potentially be favorable for a species sorting processes; ii) the variation partitioning based on canonical analysis, such as RDA, is the most commonly used method to investigate patterns of community structure according to

spatial and environmental predictors. This method allows us to understand the contribution of the environment independent of space, and vice-versa, and it controls the effect of inflated type I error in the evaluation of the environmental component in relation to spatial autocorrelation (Peres-Neto and Legendre 2010); iii) biotic interactions may be important in the structuring of the community and have frequently been the objects of microcosm studies (e.g. Yanoviak 2001; Fincke and Hedström 2008; Yanoviak 1999; Kitching 2001). Juliano (2009) draws attention to the context dependence of these interactions. Context dependence occurs when biotic or abiotic conditions alter the strength or the impact of interactions in the population or the nature of these interactions. Thus, abiotic factors may be correlated with the interactions. Yet the very complexity of biotic interactions in a local community can impede a clear



understanding of how these relationships determine the structure of the metacommunity. In addition to these possible sources of uncertainty, the monopolization of the habitat by a pioneer species in the colonization process, as demonstrated by Urban and De Meester (2009), may partly explain the lack of relationship of both the space and the environment to the active dispersal group. For example, approximately 10% of the holes in our data were characterized by the occurrence of a single taxon. In 80% of the cases, there was dominance of one taxon, with an abundance of greater than 50% of the total phytotelmata individuals. These results indicate that the habitat monopolization hypothesis is a more likely explanation for the present findings. With the level of information that we collected on these communities, we are unable to explain the processes that affect the structure of passive dispersal invertebrates. However, we

believe that dispersal mediated by hosts that are active (e.g. transport of Ostracoda and Annelida adhered to the skin of amphibians and reptiles, Lopez et al. 2005), which, in turn, should respond to spatially structured environmental factors (e.g. humidity), could explain part of the variation we found. It is of particular interest that, of the 80% of holes in which there was dominance of one taxon, 64% were dominated by passive dispersal taxa. According to the habitat monopolization hypothesis (Urban and De Meester 2009), the passive dispersal group may be the main settler of these habitats, which may be possible, given that their habitat requirements are probably low, because their settlement location is determined by their host.

In summary, we believe that our study adds more evidence that a single model is not sufficient to explain natural metacommunities, and what needs to be done to improve our understanding the

processes and mechanisms represented by the high unexplained residual variation of these holes metacommunities remains unclear and open to debate. The possibility that these tree holes communities could be regulated by both biotic and abiotic stochastic processes causing randomly structured communities cannot be completely excluded, and these should be included as potential factors involved in community structuring in future studies.

### Acknowledgments

We thank Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoas de Nível Superior for a scholarship and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico for financial support through the project *Invertebrados da Serra da Bodoquena*, which made this work possible.

### References

- Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindstrom ES, Barnett A, Longhi ML (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecol* 87: 2985–2991
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecol* 89: 2623–2632
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecol* 73: 1045–1055
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecol* 85: 1826–1832
- Campanili M, Prochnow M (2006) Os estados da Mata Atlântica. Campanili M e Prochnow M (ed) In: *Mata Atlântica – uma rede pela floresta*. RMA, Brasília, pp 142
- Carpenter SR (1982) Stemflow chemistry: effects on population dynamics of detritivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. *Oecol* 53: 1–6
- CDB-Convention of Biological Diversity (1992) <http://www.biodiv.org/convention/articles.asp?>. Accessed 9 July 2010
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8: 1175–1182
- Diniz-Filho JAF, Bini LM (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Glob Ecol Biog* 14: 177–185
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecol Model* 196: 483–493
- Ellis AM, Lounibos LP, Holyoak M (2006) Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes. *Ecol* 87: 2582–2590
- Fincke OM, Hedström I (2008) Differences in colonization by Neotropical tree-holes damselflies (Odonata: Pseudostigmatidae): Implications for forest conversion. *Stud Neotrop Fauna Environ* 43: 35–45

- Fincke OM (2006) Use of Forest and Tree Species, and Dispersal by Giant Damselflies (Pseudostigmatidae): Their Prospects in Fragmented Forests. In: Adolfo Cordero Rivera (ed) Fourth International Symposium of Odonatology. Pensoft Publishers, Moscow, July 2005: 103-125
- Fish D (1983) Phytotelmata: Fauna and Flora. In: Frank JH e Lounibos LP (ed) Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities. Plexus Publishing Inc., New Jersey, pp 1-28
- Fonseca GAB (1985) The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biol Conserv* 34: 17–34
- Frank JH, Lounibos LP (1983) Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities. Plexus Publishing Inc., New Jersey
- Greeney HF (2001) The insects of plants-holds waters: a review and bibliography. *J Trop Ecol* 17: 241-260
- Griffith DA, Peres-Neto PR (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecol* 87:2603–2613
- Hard JJ, Bradshaw WE , Malarkey DJ (1989) Resource- and density-dependent development in tree-hole mosquitoes. *Oikos* 54: 137–44
- Heino J, Bini LM, Karjalainen SM, Mykra H, Soininen J, Vieira LCG, Diniz-Filho JAF (2010) Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119:129-137
- Hillebrand H, Blenckner T (2002) Regional and local impact on species diversity – from pattern to process. *Oecol* 132: 479–491
- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in Population Biology, Princeton University Press
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks: Cold Spring Harbor Symposia. *Quant Biol* 22: 415–427
- Juliano SA (2009) Species Interactions Among Larval Mosquitoes: Context Dependence Across Habitat Gradients. *Annu Rev Entomol* 54: 37–56
- Kitching RL (1971) A ecological study of water filled tree-holes and their position in the woodland ecosystem. *J Anim Ecol* 40: 281-302
- Kitching RL (2000) Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, England
- Kitching RL (2001) Food webs in Phytotelmata: “Botton-up” and “Top-Down” Explanations for Community Structures. *Annu Rev Entomol* 46: 729-760
- Legendre P , Legendre L (1998) Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecol* 129: 271-280
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecol* 73:1943–1967
- Loreau M (2000) Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecol Lett* 3:73–76
- Lounibos LP (1983) The mosquito community of treeholes in subtropical florida. In: Frank JH, Lounibos LP (ed) Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities,

- Plexus, Medford, New Jersey, pp 223-246
- Lopez LCS, Filizola B, Deiss I, Rios RI (2005) Phoretic behaviour of bromeliad annelids (Dero) and ostracods (Elpidium) using frogs and lizards as dispersal vectors. *Hydrobiol* 549:15–22
- McIntosh RP (1985) *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, UK.
- MMA-Ministério do Meio Ambiente (2002) *Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros*, MMA/SBF, Brasília, pp 404
- Nabout JC, Siqueira T, Bini LM, Nogueira IS (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecol* 35:720–726
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2008) *Vegan: community ecology package*. R package version 1.15-0. <http://cran.r-project.org>, <http://vegan.r-forge.rproject.org>. Accessed 18 February 2010
- Pandit SN, Kolasa J, Cottenie K (2009) Contrast between habitat generalist and specialist: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecol* 90:2253-2262
- Paradise CJ (2000) Effects of pH and resources on a processing chain interaction in simulated treeholes. *J Anim Ecol* 69:651-658
- Paradise CJ, Blue JD, Burkhart JQ, Goldberg J, Harshaw L, Hawkins KD, Kegan B, Krentz T, Smith L, Villalpando S (2008) Local and regional factors influence the structure of treehole metacommunities. *BMC Ecol* 8:22
- PCBAP: Análise integrada e prognóstica da Bacia do Alto Paraguai, BRASIL (1997) Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal. Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai (Pantanal). Programa Nacional do Meio Ambiente. Projeto Pantanal 3: 369
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecol* 87:2614–2625
- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Glob Ecol Biogeogr* 19:174–184
- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature* 350:669-674
- Pott A, Pott, VJ (2003) Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do Sul. In: *Fragmentação Florestal e Alternativas de Desenvolvimento Rural na Região Centro-Oeste*, R.B. Costa (org.) UCDB. Mato Grosso do Sul, 26-52
- R Development Core Team (2004) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>. Accessed 12 June 2010
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171
- Ricklefs RE (2008) Disintegration of the Ecological Community. *Am Nat* 172: 741-750
- Scott JM, Heglund PJ, Samson F, Haufler J, Morrison M, Raphael M, Wall B (2002) *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, California

- Srivastava DS (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends Ecol Evol* 19:379-384
- Steffan WA, Evenhuis NL (1981) Biology of Toxorhynchites. *Annu Rev Entomol* 26:159-181
- Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *J Anim Ecol* 46:337-65
- Tokeshi M (1999) *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, Oxford
- 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. *J Anim Ecol* 5:476-484
- Urban CM, De Meester L (2009) Community monopolization: adaptation enhances priority effects in an evolving metacommunity. *Proc R Soc* 276:4129-4138
- Varga L (1928) Ein interessanter biotope der biocönose von wasserorganismen. *Biol Zentralblatt* 48:143-162
- 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* 116:1255-1266
- Yanoviak SP (1999) Distribution and abundance of *Microvelia caviola polhemus* (Heteroptera: Veliidae) on Barro Colorado Island, Panama. *J NY Entomol Soc* 107:38-45
- Yanoviak SP (2001) The Macrofauna of water-filled tree-holes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotrop* 33:110-120
- Yanoviak SP, Lounibos LP, Weaver SC (2006) Land use affects macroinvertebrate community composition in phytotelmata in the Peruvian Amazon. *Annals Entomol Soc Am* 99:1172-1181

## 6.2 Material Complementar

Tabela I – Táxons encontrados nas 41 cavidades de árvores coletadas na Serra da Bodoquena- MS

Táxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<b>Annelida</b>																				
<b>Oligochaeta</b>																				
<b>Naididae</b>																				
Naididae n/d	109	0	0	0	0	0	73	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dero</i>	0	120	0	6	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0
<b>Tubificidae</b>																				
Tubificidae n/d	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Arthropoda</b>																				
<b>Arachnida</b>																				
<b>Acari</b>																				
Acari sp1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Crustacea</b>																				
Ostracoda*	31000	22606	757	20	49473	0	1660	10400	0	0	0	0	0	0	0	1875	39	0	205	0
<b>Insecta</b>																				
<b>Coleoptera</b>																				
<b>Chelomariidae</b>																				
<i>Chelomarium</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	3
Cneoglossidae sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Hydrophilidae</b>																				
Sphaeridiinae sp	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ptilodactylidae sp	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<b>Scirtidae</b>																				
<i>Ciphon</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	46	0	0	0	0
<b>Diptera</b>																				
<b>Ceratopogonidae</b>																				
Ceratopogonidae sp1	60	0	0	0	29	12	0	0	3	0	0	9	0	1	0	0	2	0	0	0
Ceratopogonidae sp2	8	1	0	0	1	1	0	0	0	16	0	1	2	0	8	0	0	13	0	0
Ceratopogonidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	16	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp5	11	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Chironomidae</b>																				
<i>Chironomus</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Culicidae</b>																				
<i>Aedes</i> sp1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	4	1	0
<i>Aedes</i> sp2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0

Continuação da Tabela I

Táxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Anopheles sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Culex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Culex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemagogus sp1</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemagogus sp2</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
<i>Toxorhynchites sp</i>	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<b>Dolichopodidae</b>																				
Dolichopodidae sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<b>Empididae</b>																				
Empididae n/d	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<b>Psychodidae</b>																				
Psychodidae sp6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Psychodidae sp8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Stratiomyidae</b>																				
Stratiomyidae sp2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0
Stratiomyidae sp4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Syrphidae</b>																				
Syrphidae sp7	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38	0	0	0	0	0
Syrphidae sp8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae sp9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae sp10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae sp11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tipulidae</b>																				
Tipulidae sp1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0
Tipulidae sp2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8
<b>Odonata</b>																				
<b>Coenagrionidadae</b>																				
<i>Achantagrion sp</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Mollusca</b>																				
<b>Gastropoda</b>																				
Gastropoda sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	31237	22742	758	27	49508	15	1735	10485	21	20	3	19	3	1	64	1962	43	18	224	11

Continuação da Tabela I

Táxon	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
<b>Annelida</b>																					
<b>Oligochaeta</b>																					
<b>Naididae</b>																					
Naididae n/d	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	96
<i>Dero</i>	0	0	0	16	22	0	0	7	29	51	37	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<b>Tubificidae</b>																					
Tubificidae n/d	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0
<b>Arthropoda</b>																					
<b>Arachnida</b>																					
<b>Acari</b>																					
Acari sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Crustacea</b>																					
Ostracoda*	0	100	0	0	0	3390	3000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Insecta</b>																					
<b>Coleoptera</b>																					
<b>Chelomariidae</b>																					
<i>Chelomarium sp</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cneoglossidae sp	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Hydrophilidae</b>																					
Sphaeridiinae sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pitilodactylidae sp	0	0	8	2	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Scirtidae</b>																					
<i>Ciphon sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Diptera</b>																					
<b>Ceratopogonidae</b>																					
Ceratopogonidae sp1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	2
Ceratopogonidae sp2	0	0	6	0	0	2	0	0	1	2	0	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae sp5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<b>Chironomidae</b>																					
<i>Chironomus sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Culicidae</b>																					
<i>Aedes sp1</i>	0	0	6	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Aedes sp2</i>	0	0	0	0	0	1	14	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
<i>Anopheles sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Culex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Continuação da Tabela I

Táxon	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
<i>Culex sp2</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	69	0	0	0	0	0	0
<i>Haemagogus sp1</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Haemagogus sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Toxorhynchites sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<b>Dolichopodidae</b>																					
Dolichopodidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Empididae</b>																					
Empididae n/d	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<b>Psychodidae</b>																					
Psychodidae sp6	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psychodidae sp8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<b>Stratiomyidae</b>																					
Stratiomyidae sp2	0	0	0	0	0	0	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stratiomyidae sp4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Syrphidae</b>																					
Syrphidae sp7	0	0	8	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
Syrphidae sp8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae sp9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae sp10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae sp11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tipulidae</b>																					
Tipulidae sp1	0	0	11	0	0	7	41	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tipulidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Odonata</b>																					
<b>Coenagrionidae</b>																					
<i>Achantagrion sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Mollusca</b>																					
<b>Gastropoda</b>																					
Gastropoda sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	1	106	42	18	24	3412	3102	32	35	75	39	26	12	4	81	3	24	4	1	10	99

\* Abundância estimada