

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE EPHEMEROPTERA  
(INSECTA) EM RIACHOS NO PLANALTO SUL-RIO-GRANDENSE,  
BRASIL**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**TIAGO ROBERTO NUNES BERTASO**

**SANTA MARIA, RS, BRASIL**

**2015**

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE EPHEMEROPTERA  
(INSECTA) EM RIACHOS DO PLANALTO SUL-RIO-GRANDENSE,  
BRASIL**

**por**

**TIAGO ROBERTO NUNES BERTASO**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências Biológicas - Área Biodiversidade Animal**

**Orientadora: Dra. Carla Bender Kotzian**

**Co-orientadora Dra. Marcia Regina Spies**

**SANTA MARIA, RS, BRASIL**

**2015**

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Nunes Bertaso, Tiago Roberto  
DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE EPHEMEROPTERA  
(INSECTA) EM RIACHOS NO PLANALTO SUL-RIO-GRANDENSE,  
BRASIL / Tiago Roberto Nunes Bertaso.-2015.  
44 p.; 30cm

Orientadora: Carla Bender Kotzian  
Coorientadora: Marcia Regina Spies  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa  
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de  
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2015

1. Conservação I. Bender Kotzian, Carla II. Regina  
Spies, Marcia III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,

aprova a Dissertação de Mestrado

**DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE EPHEMEROPTERA  
(INSECTA) EM RIACHOS DO PLANALTO SUL-RIO-GRANDENSE,  
BRASIL**

elaborada por

**Tiago Roberto Nunes Bertaso**

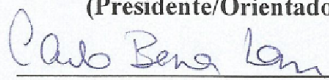
como requisito parcial para obtenção do grau de

**Mestre em Ciências Biológicas - Área de Biodiversidade Animal**

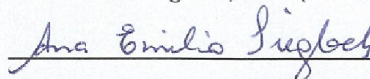
**COMISSÃO EXAMINADORA:**

**Carla Bender Kotzian, Dra.**

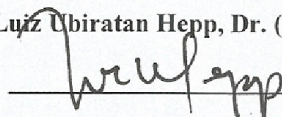
**(Presidente/Orientadora)**

  
\_\_\_\_\_

**Ana Emília Siegloch, Dra. (UNIPLAC)**

  
\_\_\_\_\_

**Luiz Ubiratan Hepp, Dr. (Uri/Erechim)**

  
\_\_\_\_\_

**Santa Maria, 27 de abril de 2015**

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço à minha família, por todo incentivo fornecido.

Agradeço aos meus orientadores, Carla Bender Kotzian e Marcia Regina Spies, pois ambos foram de extrema importância para o desenvolvimento desta dissertação, através de críticas, sugestões e ensinamentos.

A minha companheira Viviane Souza Miranda, que sempre esteve junto durante a trajetória do mestrado me apoiando e incentivando.

Ao CNPq bela bolsa concedida.

Por fim, a todos os colegas do PPG-BA que colaboraram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

## RESUMO

Dissertação de Mestrado  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal  
Universidade Federal de Santa Maria

### **Diversidade e distribuição espacial de Ephemeroptera (Insecta) em riachos do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil**

AUTOR: TIAGO ROBERTO NUNES BERTASO

ORIENTADORA: CARLA BENDER KOTZIAN

CO-ORIENTADORA: MARCIA REGINA SPIES

Data e Local de Defesa: Santa Maria, 27 de abril de 2015

A partição aditiva da diversidade vem sendo um método promissor para analisar padrões de diversidade em estudos hierárquicos. Riachos são reconhecidos por apresentarem uma estrutura espacial organizada hierarquicamente, em escalas crescentes, variando desde locais, como habitat, trecho, riachos e toda a rede de drenagem. A diversidade e distribuição espacial das comunidades de ninfas de Ephemeroptera foram estudadas ao longo de quatro escalas espaciais hierárquicas no Planalto Sul-rio-grandense (unidades amostrais, substratos, riachos e bacias). Adicionalmente, a influência de descritores ambientais locais sobre a estrutura das comunidades das ninfas foi testada. As coletas foram realizadas em 13 riachos de duas bacias independentes do Planalto Sul-rio-grandense, em cada riacho foram obtidas 10 amostras em corredeiras, cinco em substrato de pedras e cinco em folhas. A distribuição espacial das ninfas de Ephemeroptera não mostrou estruturação segundo os tipos de substratos amostrados em corredeiras de riachos. A partição da diversidade entre as escalas analisadas revelou que a maior porção da diversidade beta ocorreu entre as unidades amostrais e entre os riachos da mesma bacia e uma porção muito pequena na escala de substrato e de bacia. Dessa forma, supomos que a agregação da fauna na menor escala espacial não foi devido à diferença de substrato, mas a variação entre corredeiras, refletindo a predominância de processos pontuais relacionados à disponibilidade de recursos. Supomos ainda, que as ninfas de efêmeros não encontram barreiras para a utilização desses substratos, as quais poderiam se deslocar ativamente entre as corredeiras de riachos. Adicionalmente, a diversidade que ocorre entre os riachos de uma mesma vertente, pode ser atribuída as características locais de cada riacho, tais como declividade, condutividade e velocidade da correnteza. Por fim, três descritores ambientais (altitude, declividade e oxigênio dissolvido) foram importantes para estrutura da comunidade de Ephemeroptera em riachos do Planalto Sul-rio-grandense. Concluimos que as escalas entre corredeiras (unidades amostrais) e entre riachos são escalas que detêm a maior porção da variabilidade da composição taxonômica evidenciando-se mais efetivas na avaliação da variação espacial das comunidades de ninfas de Ephemeroptera.

**Palavras-chave:** Partição de diversidade, riqueza de espécies, variáveis ambientais.

## ABSTRACT

Dissertação de Mestrado  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal  
Universidade Federal de Santa Maria

### **Diversity and spatial distribution of Ephemeroptera (Insecta) in streams of Planalto Sul-rio-grandense, Brazil**

AUTOR: TIAGO ROBERTO NUNES BERTASO

ORIENTADORA: CARLA BENDER KOTZIAN

CO-ORIENTADORA: MARCIA REGINA SPIES

Data e Local de Defesa: Santa Maria, 27 de abril de 2015

The additive partition diversity has been a promising method to analyze patterns of diversity in hierarchical studies. Streams are recognized for having a spatial structure hierarchically organized in increasing scales, ranging from places such as habitat, stretch, streams and the entire drainage system. The diversity and spatial distribution of mayfly nymphs communities were studied over four hierarchical spatial scales in Planalto Sul-rio-grandense (sampling units, substrates, streams and basin). Additionally, the influence of local environmental descriptors on the structure of the nymphs communities was tested. Samples were collected in 13 streams of two independent parts of the Planalto Sul-rio-grandense, in each stream were obtained 10 samples in falls five in stone substrate and five in leaves. The spatial distribution of mayfly nymphs showed structuring according to types of substrates sampled. The partitioning of diversity among the analyzed scales revealed that the major portion of beta diversity occurred between the sampling units and between the streams of the same dimension and a very small amount in the range of substrate. Thus, we assume that the fauna of aggregation in the smaller spatial scale was not due to substrate differences associated with rapid but the variation between rapids, reflecting the predominance of specific processes related to the availability of resources. We assume also that the nymphs of ephemeral not have barriers to the use at these substrate, which could actively move between the rapids of streams. In addition, the diversity that occurs between streams of the same part, can be attributed to local characteristics of each stream, such as slope, conductivity and current velocity. Finally, three environmental descriptors (altitude, slope, and dissolved oxygen) were important to structure the mayfly community at the streams of Planalto Sul-riograndense. We conclude that the scales from rapids (sampling units) and between streams are scales that have the largest portion of the variability of the taxonomic composition showing to be more effective in assessing the spatial variation of mayfly nymphs communities.

**Keywords:** additive partitioning, species richness, environmental variables.

## **LISTA DE TABELAS**

- Tabela 1 - Coordenada geográfica e caracterização ambiental dos riachos amostrados no Planalto Sul-rio-grandense, estado do Rio Grande do Sul, em março e abril de 2011....**17**
- Tabela 2 - Descritores ambientais dos riachos amostrados em duas bacias no Planalto Sul-rio-grandense, estado do Rio Grande do Sul, em março e abril de 2011.....**21**
- Tabela 3 - Composição taxonômica das comunidades de ninfas de Ephemeroptera registradas nos substratos e bacias amostradas no Planalto Sul-rio-grandense, Rio Grande do Sul, em março e abril de 2011.....**23**
- Tabela 4 - Resumo da análise de redundância relacionando a abundância de Ephemeroptera com os descritores ambientais em riachos do Planalto Sul-rio-grandense, rio Grande do Sul, Brasil.....**26**



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização da região de estudo e dos riachos amostrados nas bacias do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.....	16
Figura 2 - Modelo hierárquico aplicado usando a riqueza de espécies como medida de diversidade.....	19
Figura 3 - Comparação da riqueza estimada de ninfas de Ephemeroptera entre os substratos e entre as bacias do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.....	24
Figura 4 - Ordenação da similaridade pelo método de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) das amostras do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.....	24
Figura 5 – Partição aditiva da diversidade das comunidades de Ephemeroptera entre escalas espaciais em riachos do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.....	25
Figura 6 - Diagrama de ordenação da Análise de Redundância das comunidades de efêmeros e os descritores ambientais registrados em março e abril de 2011, em riachos do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.....	27

## LISTA DE ANEXOS

1 - Paisagem do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.....	43
2- Registros fotográficos de riachos amostrados no Planalto Sul-rio-grandese, Brasil.....	44

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	11
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	14
2.1 Área de estudo.....	14
2.2 Amostragem .....	16
2.3 Análise de dados.....	18
3 RESULTADOS .....	21
3.1. Estrutura da comunidade de Ephemeroptera na área de estudo .....	22
3.2. Partilha de diversidade.....	25
3.3. Efeito relativo dos descritores ambientais na estruturação da comunidade de Ephemeroptera .....	26
4 DISCUSSÃO .....	28
4.1. Estrutura da comunidade de Ephemeroptera na área de estudo .....	28
4.2. Partilha de diversidade.....	30
4.3. Efeito relativo dos descritores ambientais na estruturação da comunidade de Ephemeroptera .....	31
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	32
6 REFERÊNCIAS.....	33

## 1 INTRODUÇÃO

Compreender padrões de diversidade de espécies é uma atividade chave na ecologia de comunidades, pois permite entender como as comunidades são organizadas no espaço e no tempo (Ricklefs & Schluter, 1993). Padrões espaciais da diversidade de espécies mudam ao longo de múltiplas escalas espaciais de estudo (e.g., da escala de habitat para paisagem) (Crist et al., 2003). Por um lado, as variações que ocorrem nas condições locais, como heterogeneidade ambiental e interações interespecíficas influenciam as comunidades biológicas (Popielarz & Neal, 2007; Heino et al., 2010). Por outro lado, além das variações nas condições locais, as comunidades biológicas podem estar sob efeito de processos que ocorrem em escalas mais amplas (e.g., dispersão, processos históricos) (Menge & Olson, 1990; Heino et al., 2010). Conseqüentemente, diferentes padrões na diversidade de espécies surgem dependendo da escala de observação (Boyero, 2003). Portanto, para uma completa compreensão de como os padrões de diversidade de comunidades são gerados, se fazem necessárias abordagens que considerem múltiplas escalas espaciais na análise (Clarke et al., 2010).

Reconhecendo a relação entre diversidade e escalas espaciais de estudo, Whittaker (1960) propôs o conceito de partição da diversidade. A diversidade em um determinado local, ou a variação na identidade das espécies em um dado local, corresponderia à diversidade alfa ( $\alpha$ ). A diversidade beta ( $\beta$ ) corresponderia à variação na composição de espécies entre dois locais dentro de uma mesma região. Ao final, a diversidade total em uma região é definida como diversidade gama ( $\gamma$ ). Mais tarde, uma versão aditiva desses componentes foi proposta por Allan (1975), na qual a diversidade total de uma região ( $\gamma$ ) é particionada em componentes aditivos, representando a diversidade local ( $\alpha$ ) e a diversidade entre comunidades ( $\beta$ ) (Lande, 1996). Desta forma, a abordagem da partição tornou-se uma ferramenta capaz de quantificar os componentes de diversidade através de múltiplas escalas espaciais (Allan 1975, Lande 1996; Wagner et al., 2000; Crist et al., 2003; Gering et al., 2003), e, também de avaliar a importância relativa de alfa e de vários componentes beta, hierarquicamente (Crist et al., 2003; Ligeiro et al., 2010). De fato, a partição aditiva da diversidade vem sendo um método promissor para analisar padrões de diversidade em estudos hierárquicos (Crist et al.,

2003) e uma abordagem vantajosa para indicar áreas prioritárias para conservação da diversidade (Jost et al., 2010).

Riachos são reconhecidos por apresentarem uma estrutura espacial organizada hierarquicamente (Strahler, 1964), em escalas crescentes, variando desde locais, como habitat (remansos e corredeiras), trecho (alcance do riacho), segmentos (riachos), sub-bacias e toda a rede de drenagem (Frissell et al., 1986; Lowe, 2006; Heino & Peckarsky, 2014). Além disso, riachos também apresentam uma alta conectividade e complexidade espacial (Allan, 2004), e um conjunto de fatores opera nas múltiplas escalas hierárquicas, influenciando a diversidade biológica (Frissell et al., 1986; Malmqvist, 2002; Allan, 2004). Em escalas espaciais amplas geograficamente, fatores geológicos e climáticos são os principais determinantes das características de escalas menores, como a de habitats de rios (Corkum, 1989; Feminella, 2000; Rabeni & Doisy, 2000). No entanto, fatores que operam em escala regional (e.g., áreas de drenagens), como geologia de superfície, uso do solo, e características físicas e químicas da água, podem se sobrepor aos fatores que ocorrem em escalas mais amplas, tendo maior influência sobre a organização da estrutura das comunidades de macroinvertebrados de riachos (Corkum, 1990; Hawkins & Vinson, 2000). Fatores que operam em escalas locais (e.g., declividade do terreno e vegetação ciliar) também podem ter grande contribuição na variação da estrutura destas comunidades (Richards et al., 1997; Wiley et al., 1997; Kohler & Wiley, 1997), a despeito da influência de fatores de escalas maiores. Finalmente, em escalas espaciais ainda menores, as fontes de variação nas comunidades mais importantes podem estar relacionadas ao tipo de substrato, disponibilidade alimentar e condição hidráulica (Clark et al., 2010). Neste sentido, muitos estudos sobre partição da diversidade em múltiplas escalas espaciais e sobre diversidade beta têm sido realizados em sistemas de riachos (e.g. Stendera & Johnson, 2005; Schmera & Erös, 2008; Costa & Melo, 2008; Zagaroza & González, 2008; Ligeiro et al., 2010; Hepp et al., 2012). A maioria deles mostrara que a maior fonte de variação nas comunidades ocorre entre unidades amostrais, ou seja, entre as menores escalas espaciais (Boyer & Bailey, 2001; Li et al., 2001; Boyer, 2003; Heino et al., 2004; Townsend et al., 2004; Costa & Melo, 2008; Ligeiro et al., 2010).

Embora vários fatores ambientais possam direcionar a diversidade nas diferentes escalas espaciais de estudo (Fleishman et al., 2003), a partição da diversidade também é

suscetível ao tipo de organismo estudado (Fleishman et al., 2003; Clarke et al., 2010). Como observado por Fleishamn et al. (2003), a escala mais adequada para o estudo e conservação de diferentes grupos taxonômicos, muitas vezes não são as mesmas. Por exemplo, diferenças na especificidade de aquisição de recursos alimentares podem determinar diferentes padrões de distribuição espacial (Fleishman et al., 2003). Comunidades de uma região podem conter espécies com padrões de dispersão e fluxo gênico diferentes, que se não considerados podem gerar padrões espaciais de diversidade generalizados (Heaney, 2007). No entanto, a maioria dos estudos sobre diversidade em múltiplas escalas é realizada com comunidades, sem levar em conta as peculiaridades inerentes aos diferentes grupos taxonômicos que as compõem, como a capacidade de dispersão. Em comunidades de macroinvertebrados aquáticos, diferenças na distribuição espacial dos organismos têm sido observadas entre grupos de táxons com métodos de dispersão ativa e passiva, ou com vôo lento e vôo rápido (Pires et al., 2015). Os estágios imaturos de Ephemeroptera caracterizam-se pela longa duração (Brittain & Sartori, 2003), e sua dispersão ocorre por deriva, rio abaixo (Kovats et al., 1996; Poff et al., 2006). Os adultos possuem vida efêmera (Brittain & Sartori, 2003), com funções de acasalamento, oviposição e dispersão (Dominguez et al., 2006). A dispersão dos adultos, a montante, depende do vôo das fêmeas (Kovats et al., 1996; Poff et al., 2006). Devido ao curto período de vida adulta e natureza frágil, a ordem Ephemeroptera possui baixa capacidade de dispersão (Brittain, 1982). No entanto, estudos têm evidenciado que grande parte da dispersão de adultos de Ephemeroptera ocorre pelo vento (Kelly et al., 2001).

Os Ephemeroptera representam um dos grupos mais abundantes entre as comunidades de macroinvertebrados de riachos (Rosenberg & Resh, 1993). Ninfas desta ordem são mais diversas e abundantes em riachos com fundos rochosos e água bem oxigenada (Edmunds Jr & Waltz, 1996). Estudos recentes tem evidenciado a importância de variáveis como a altitude, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, pH e velocidade da água (Hepp et al., 2013; Braun et al., 2014; Salvarey et al., 2014; Siegloch et al., 2014) para a estrutura das comunidades deninfas de Ephemeroptera. Contudo, os papéis tróficos diversificados destes estágios, evidenciados pela variedade de grupos funcionais de alimentação que apresentam (Merritt & Cummins, 1996), sugerem que a disponibilidade de alimentos seja um fator importante.

Recentemente, Shimano et al. (2013) analisaram o papel dos processos espaciais e ambientais sobre as comunidades de efêmeros isoladamente, verificando que processos locais possuem maior influência sobre a estrutura das comunidades, devido à sensibilidade do grupo à integridade ambiental. Neste contexto, o presente trabalho tem como objetivo principal, elucidar a distribuição espacial, em múltiplas escalas, das comunidades de ninfas de Ephemeroptera em riachos neotropicais, afim de identificar a escala espacial que possui a maior variação espacial das comunidades de ninfas de Ephemeroptera. Mais especificamente, tem os seguintes objetivos: (I) analisar a estrutura espacial das comunidades de ninfas de Ephemeroptera em riachos do Planalto Sul-rio-grandense; (II) verificar a contribuição relativa dos componentes da diversidade de Ephemeroptera, ao longo de múltiplas escalas espaciais hierárquicas (unidades amostrais, substratos, riachos e bacias, e (III) identificar as variáveis ambientais que influenciam a estrutura das comunidades estudadas, e seus táxons. A hipótese que embasa o presente trabalho é que a escala de substrato contribuirá com a maior porção da diversidade beta, devido a importância que o substrato exerce sobre a diversidade das comunidades de macroinvertebrados aquáticos.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

A área de estudo abrange o Planalto Sul-rio-grandense, situado na região sudeste do estado do Rio Grande do Sul, e integrado ao bioma Pampa brasileiro (Figura 1). Seu relevo apresenta elevação média de 400 m e máxima de 600 m (Porto, 2002), com solos rasos de formação rochosa granítica, de origem pré-cambriana (Rambo, 1994; Boldrini, 2009). O Planalto Sul-rio-grandense é geologicamente constituído pelo Escudo Cristalino, e formado por rochas do Ciclo Brasileiro/Pan-Africano. A formatação geológica final ocorreu na passagem da Era Neoproterozóica para o Período Cambriano como parte do Supercontinente Gondwana (Almeida & Hasui, 1984). A vegetação natural é composta de Estepe Arbórea Aberta, Parque e Gramíneo-Lenhosa, com presença de formações florestais estacionais e semidecíduas (IBGE, 2004). O clima é

temperado úmido (TE UM) (Maluf, 2000) com temperaturas bastante baixas ( $<15^{\circ}\text{C}$ ) e ocorrência de geadas no inverno, enquanto que no verão podem atingir máximas de  $40^{\circ}\text{C}$ . A precipitação anual é de 1.200-1.600 mm, sem estação seca definida (Overbeck et al., 2007).

O Planalto Sul-rio-grandense é drenado por sub-bacias de duas redes hidrográficas independentes, a bacia do Baixo Rio Jacuí e a bacia do Rio Camaquã. A bacia do Baixo Rio Jacuí abrange uma área de 17.345,15 km<sup>2</sup>, enquanto que a bacia do Rio Camaquã abrange uma área de 21.259,11 km<sup>2</sup>. Ambas possuem o curso principal em sentido leste, e deságuam na Lagoa (Laguna) dos Patos (Sema, 2010). Foram selecionados riachos que pertencem as duas redes de drenagens no Planalto Sul-rio-grandense (bacia do Baixo Rio Jacuí e bacia do Rio Camaquã). Os riachos selecionados apresentavam curtas faixas de vegetação ciliar, característico do bioma Pampa (Rambo, 1994). O leito dos riachos, nos trechos de corredeiras, é composto por alternâncias de pedras e acúmulos de folhas. O uso do solo no entorno, em todos os riachos, é pecuária, sem cultivos agrícolas em pelo menos um raio de 5 km, no entanto com influencia de pastoreio.



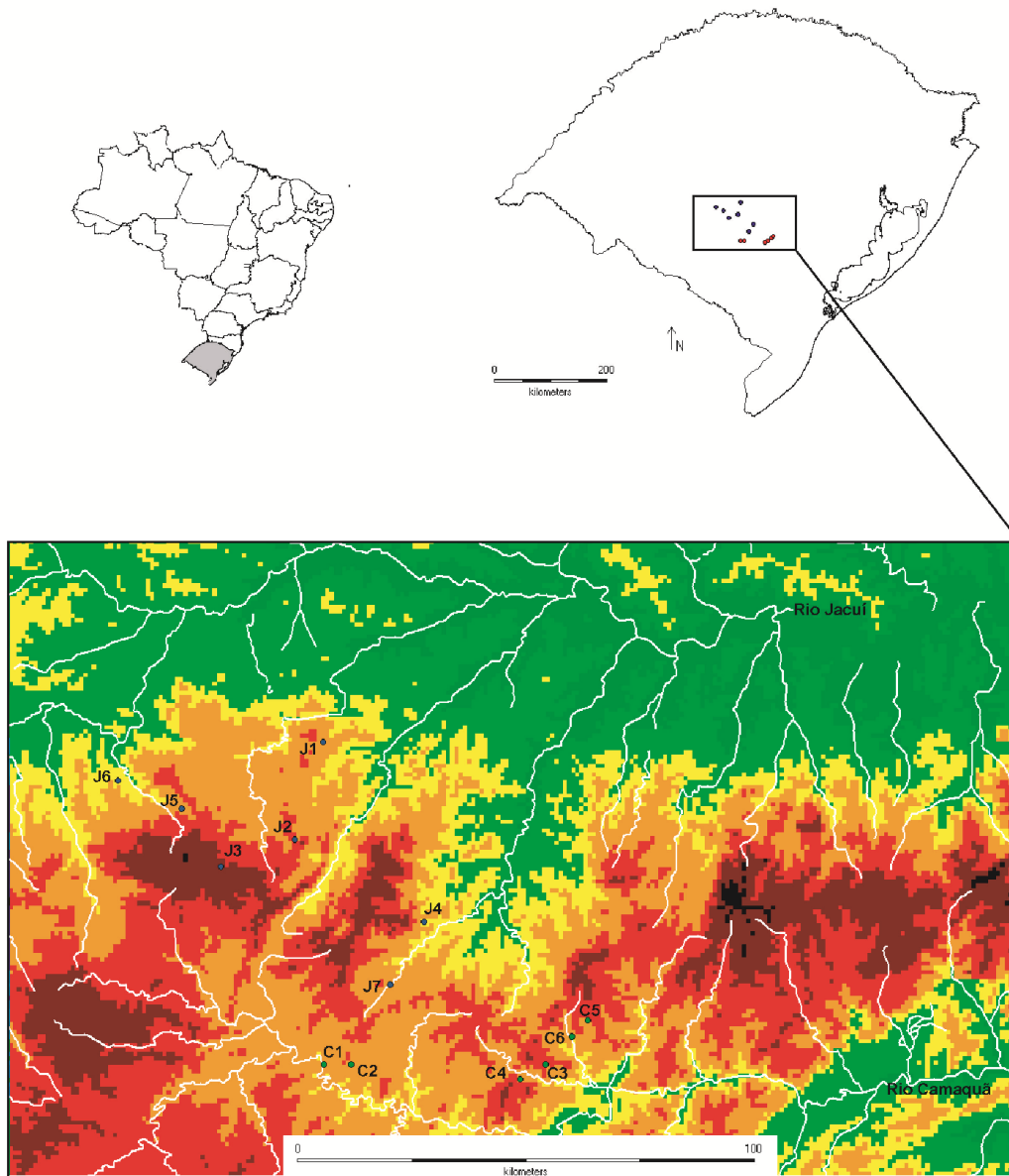


Figura 1 - Localização da região de estudo e dos riachos amostrados. Os riachos estão indicados pelos círculos pretos. As cores indicam a altitude, sendo que a coloração mais intensa corresponde as regiões mais altas. A letra (C) indica os riachos amostrados na bacia do Rio Camaquã e a letra (J) indica os riachos amostrados na bacia do Baixo Rio Jacuí.

## 2.2 Amostragem

As coletas foram realizadas em um período de baixa pluviosidade, entre março e abril de 2011, em 13 riachos (de 1ª a 3ª ordem, segundo classificação de Strahler 1957),

sete localizados na bacia do Baixo Rio Jacuí e seis na bacia do Rio Camaquã (Figura 1). A caracterização ambiental dos riachos estudados é apresentada na Tabela 1. A verificação da ordem hidrológica dos riachos foi realizada com base em cartas vetorizadas do estado do Rio Grande do Sul na escala de 1:50.000 (Hasenack & Weber, 2010). A amostragem foi realizada com amostrador de Surber (área de 0,0361 m<sup>2</sup> e malha 0,25 mm), em habitats de corredeiras, contemplando dois tipos de substrato: folhas e pedras. Em cada riacho, foram coletadas cinco unidades amostrais para cada tipo de substrato com distância de, no mínimo, 5 m entre si, dentro de um trecho de 100 metros. A identificação taxonômica foi realizada no nível de gênero, utilizando a chave de identificação de Dominguez et al. (2009). O material coletado está depositado na coleção de insetos aquáticos do Laboratório de Estudos em Biodiversidade Pampiana da Universidade Federal do Pampa, Campus São Gabriel, Rio Grande do Sul.

Os seguintes descritores ambientais foram registrados em cada riacho durante a amostragem: i) temperatura da água (°C); ii) condutividade elétrica (µS/cm); iii) oxigênio dissolvido (mg/l); iv) turbidez (NTU); v) potencial hidrogeniônico (pH); vi) sólidos totais; vii) salinidade (ppt); viii) velocidade da água (m/s); ix) declividade; x) largura e profundidade (m) através da média das medidas tomadas ao longo do trecho de 100 m; e xi) coordenadas geográficas e altitude obtidas através de aparelho GPS.

Tabela 1 - Coordenada geográfica e caracterização dos riachos amostrados no Planalto Sul-rio-grandense, estado do Rio Grande do Sul, em março e abril de 2011.

	Coordenada geográfica	Ordem	Altitude (m)
C1	30°52'29.57"S/ 53°35'31.04"O	2 <sup>a</sup>	141
C2	30°52'35.90"S/ 53°32'15.10"O	3 <sup>a</sup>	153
C3	30°52'29.70"S/ 53° 8'55.70"O	2 <sup>a</sup>	231
C4	30°54'15.10"S/ 53°11'55.80"O	1 <sup>a</sup>	200
C5	30°49'16.30"S/ 53° 5'42.40"O	2 <sup>a</sup>	133
C6	30°47'23.00"S/ 53° 3'52.60"O	1 <sup>a</sup>	235
J1	30°15'1.20"S/ 53°35'34.50"O	1 <sup>a</sup>	175
J2	30°26'24.20"S/ 53°38'57.60"O	1 <sup>a</sup>	226
J3	30°29'30.10"S/ 53°47'54.30"O	2 <sup>a</sup>	344
J4	30°35'55.50"S/ 53°23'29.70"O	3 <sup>a</sup>	127
J5	30°22'45.10"S/ 53°52'37.30"O	2 <sup>a</sup>	188
J6	30°19'32.60"S/ 54° 0'10.00"O	1 <sup>a</sup>	114
J7	30°43'10.50"S/ 53°27'34.00"O	3 <sup>a</sup>	143

## 2.3 Análise de dados

### Padrões gerais da comunidade

A diferença de riqueza entre as unidades amostrais para tipos de substratos (folha e pedra) e bacias foi avaliada pelo método de rarefação baseada em amostras (5.000 permutações), reescalada pelo número de indivíduos (Simberloff 1972; Gotelli & Colwell 2001; Costa & Melo 2008). As curvas foram geradas pelo programa Estimates 9.0 (Colwell, 2013). As relações entre as amostras dos dois componentes espaciais (substrato e bacia) foram avaliadas através do coeficiente de similaridade de Bray-Curtis, com posterior análise de ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). A estatística denominada *stress* foi utilizada como medida da representatividade da matriz de similaridade pelo método de NMDS. Valores de *stress* abaixo de 0,1 correspondem a um bom ajuste da ordenação (Clarke & Warwick, 2001). Esta análise foi realizada no Programa Primer E 6.2 (Clarke & Gorley, 2001). Para ambas as análises, as cinco unidades Surber para cada tipo de substrato foram somadas e o conjunto designado de amostra, totalizando 26 amostras. As amostras foram logaritmizadas em  $\log [x+1]$ .

### Partição Aditiva da Diversidade

As relações entre os componentes da diversidade em múltiplas escalas espaciais foram avaliadas pela análise de partição aditiva da diversidade (Crist et al., 2003). A análise foi aplicada utilizando riqueza de espécies como medida de diversidade, em um desenho desequilibrado, envolvendo quatro escalas espaciais hierárquicas (Figura 2): unidades Surber, substratos (pedra e folha), riachos e bacias, obtendo-se assim, os seguintes componentes: unidade Surber ( $\alpha$ ), entre as unidades Surber de cada substrato, de cada riacho, de cada bacia ( $\beta_1$ ), entre substratos de cada riacho, de cada bacia ( $\beta_2$ ), entre riachos de cada bacia ( $\beta_3$ ), e entre bacias ( $\beta_4$ ). Desta forma, o modelo de diversidade avaliado foi:  $\gamma$  (diversidade regional) =  $\alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3 + \beta_4$ , onde a diversidade regional ( $\gamma$ ) foi dividida em diversidade alfa ( $\alpha$  = riqueza média dentro de cada unidade amostral) e beta diversidade ( $\beta$  = diferenças entre os valores de riqueza associados a duas escalas espaciais adjacentes). Diversidade alfa é mostrada apenas para a menor escala espacial, dado que a diversidade alfa em níveis superiores

consiste em alfa e beta da escala inferior. A significância foi obtida contrastando os valores observados com valores esperados, obtidos em 1000 aleatorizações de um modelo nulo, baseado na aleatorização dos indivíduos entre as amostras para todos os níveis hierárquicos, conforme proposto por Crist et al. (2003). O teste avalia se valores observados são maiores ou menores que os valores esperados (Veech & Crist 2009). Um valor de proporção muito baixo ( $\text{prop Esp} > \text{Obs} < 0.025$ ) indica que a diversidade observada é significativamente maior que a esperada ao acaso, enquanto que um valor de proporção alto ( $> 0.975$ ) indica que a diversidade observada é significativamente menor que a esperada ao acaso (Crist et al., 2003). Valores intermediários indicam que a diversidade observada é semelhante à esperada. O particionamento aditivo foi aplicado através do programa PARTITION v.3 (Veech & Crist 2009).

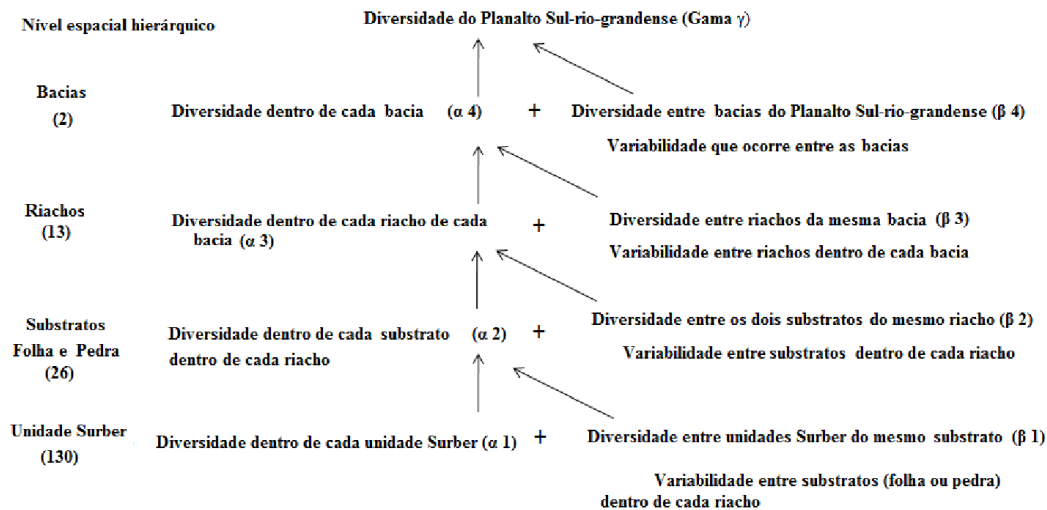


Figura 2 - Modelo hierárquico aplicado usando a riqueza de espécies como medida de diversidade. Números entre parênteses indicam o total de amostras relacionadas a cada nível espacial na análise.

### Influência das variáveis ambientais sobre a estrutura da comunidade

Para verificar a influência das variáveis ambientais sobre a distribuição espacial das comunidades foi utilizada uma análise de redundância (RDA) (Legendre & Legendre, 2012). A RDA é uma análise de ordenação canônica, de gradiente direto que

presume que as espécies possuem relações lineares em relação aos gradientes ambientais. O método detecta através de coeficientes de correlação, o quanto da variabilidade na composição taxonômica é explicada pelas variáveis ambientais analisadas (Legendre & Legendre, 2012). Para essa análise, foram empregadas quatro matrizes: (1) matriz com dados de abundância da fauna; (2) matriz de descritores ambientais contendo a altitude, declividade, largura, profundidade, oxigênio dissolvido, pH, temperatura da água, turbidez, condutividade, sólidos totais e salinidade; (3) matriz de distribuição espacial contendo as coordenadas geográficas de cada riacho e (4) matriz covariável através de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM) representando a distribuição espacial dos riachos (Borcard & Legendre, 2002). A abundância foi transformada pela distância de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001). Os descritores ambientais foram transformados em raiz quadrada, com exceção do pH, e padronizados pelo desvio padrão (Legendre & Legendre, 2012).

A primeira análise de redundância foi realizada entre a matriz resposta (i.e. abundância de ninfas) e as coordenadas geográficas dos riachos para testar a presença de uma tendência linear na matriz resposta (Borcard et al., 2011). Foi registrado efeito linear significativo ( $F = 2,06$ ;  $p = < 0,01$ ) e, portanto, foi preciso destendenciar a matriz resposta (Borcard et al., 2011). Em seguida, uma segunda análise de RDA foi realizada para testar o efeito de autocorrelação espacial (Legendre & Legendre, 2012), usando a matriz resposta com efeito da tendência linear retirada e a matriz covariável através de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM). No entanto, a segunda RDA mostrou que as espécies não estão sob o efeito de autocorrelação espacial ( $F = 0,685$ ;  $p = 0,83$ ;  $R^2$  ajustado = 0,121). Desta forma, a matriz representando o espaço não foi incluída no restante da análise.

Uma limitação da análise de RDA é que o número de variáveis explanatórias (i.e. descritores ambientais) deve ser sempre menor que o número de variáveis resposta (i.e. gêneros de Ephemeroptera). Portanto, previamente a terceira RDA, entre a matriz de abundância destendenciada e a matriz dos descritores ambientais, foi realizada uma análise de correlação de Spearman's entre os descritores ambientais (Becker et al., 1988). Desta forma, apenas variáveis que tiveram correlação menor que 0,7 entre si foram selecionadas para compor a matriz dos descritores ambientais, a qual foi utilizada para verificar os seus efeitos sobre a fauna de Ephemeroptera. A significância dos eixos

ortogonais gerados a partir de cada RDA foi testada através de 999 permutações de Monte Carlo (Legendre & Legendre 2012). Estas análises foram realizadas no software R versão 3.0.2 (R Development Core Team, 2010), utilizando os pacotes vegan (Oksanen et al., 2009), SoDA (Chambers, 2008), packfor (Dray, 2010), pgriness (Giraudoux, 2014) e spdep (Bivand et al., 2010).

### 3 RESULTADOS

Os riachos apresentaram valores de pH próximos a neutralidade, boa oxigenação, condutividade elétrica e turbidez baixas. As principais variações ocorreram nos riachos J3 e J6 que apresentaram concentrações de oxigênio dissolvido mais baixos. Os riachos J4, J5 e J6 tiveram valores de condutividade elétrica um pouco mais elevados, enquanto o riacho C2 apresentou turbidez um pouco mais elevada (Tabela 2). Os trechos dos riachos amostrados eram estreitos, com baixa profundidade e declividade mediana, com exceção do ponto J5 que apresentou dimensões um pouco maiores e os pontos C5, C6, J1 e J6 que apresentaram declividade maior (Tabela 2).

Tabela 2 - Descritores ambientais dos riachos amostrados em duas vertentes no Planalto Sul-rio-grandense, estado do Rio Grande do Sul, em março e abril de 2011.

	Bacia do Rio Camaquã						Bacia do Baixo Rio Jacuí						
	C1	C2	C3	C4	C5	C6	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7
Temp. H2O (°C)	23,6	24,9	22,4	23,7	20,9	20,3	19,7	20,6	18,6	21,5	20,7	18,9	23,5
salinidade (ppt)	0	0	0,01	0,003	0,007	0	0	0,003	0	0,01	0,01	0,01	0,003
Sólidos totais (ppt)	0,05	0,028	0,06	0,067	0,071	0,063	0,018	0,067	0,046	0,122	0,106	0,145	0,063
Condutividade (µS/cm)	75,7	41,7	92,3	99,7	109,3	97	27	103	69	187	147,3	220,3	94
Turbidez (NTU)	5,7	49,7	3,2	7,7	2,5	4,4	8,2	7,7	13,1	1,8	5,5	2,9	5,4
Oxigênio dissolvido (mg/l)	8,58	8,99	8,11	7,63	8,43	8,86	8,02	7,3	6,23	8,95	7,51	6,42	8,01
pH	7,14	7,72	7,63	7,7	7,53	7,61	6,52	7,06	6,88	7,75	7,55	7,21	7,31
Velocidade da água (m/s)	0,4	0,23	0,3	0,26	0,36	0,23	0,39	0,16	0,15	0,54	0,26	0,2	0,28
Declividade (cm/m)	1,7	1,2	0,8	1,4	5,2	5,4	3,9	2,4	1,6	2,1	2,4	3,8	0,6
Largura (m)	1,34	5,9	2,18	1,7	1	1,28	2,24	1,16	1,39	1,7	3,42	1,39	0,94
Profundidade (m)	0,06	0,04	0,10	0,05	0,06	0,08	0,10	0,09	0,13	0,12	0,19	0,08	0,04

### 3.1. Estrutura da comunidade de Ephemeroptera na área de estudo

Um total de 4.041 ninfas, pertencentes a 14 gêneros e atribuídas a quatro famílias de Ephemeroptera, foi obtido na área de estudo. A maior abundância foi registrada na bacia do Rio Camaquã, com 2.430 exemplares, enquanto que na bacia do Baixo Rio Jacuí foram registrados 1.611 exemplares (Tabela 3). Doze gêneros foram registrados para a bacia do Rio Camaquã e 14 para a bacia do Baixo Rio Jacuí. Os gêneros *Needhamella* Domínguez & Flowers, 1989 e *Askola* Peters, 1969 foram exclusivos da bacia do Baixo Rio Jacuí. O método de rarefação não mostrou diferença significativa na riqueza de gêneros (riqueza rarefeita) entre as duas bacias (Figura 3B). Entretanto, enquanto a curva da Bacia do Rio Camaquã evidencia forte tendência a estabilização, a curva da Bacia do Baixo Rio Jacuí mostra-se em ascensão e com grande variação em torno da média. Em relação aos dois tipos de substratos (folha e pedra), foram registrados 13 gêneros para cada tipo, sendo *Needhamella* exclusivo em pedra e *Tricorythodes* Ulmer, 1920 exclusivo em folha (Tabela 3). A riqueza estimada para os dois tipos de substratos amostrados também apresentou grande sobreposição (Figura 3A), mostrando que não há diferença significativa na riqueza de gêneros entre os tipos de substratos amostrados.

A análise de ordenação da similaridade pelo método de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) apresentou sobreposição na dispersão das amostras dos dois substratos, não evidenciando padrões de distinção claros na estrutura das comunidades entre os substratos amostrados (Figura 4). As amostras das duas bacias também evidenciaram grande sobreposição, mas com maior dispersão dos pontos da bacia do Baixo Rio Jacuí (Figura 4).

Tabela 3 - Composição taxonômica das comunidades de ninfas de Ephemeroptera registradas nos substratos e bacia amostradas no Planalto Sul-rio-grandense, Rio Grande do Sul, em março e abril de 2011. C = Camaquã, J = Jacuí, P = Pedra e F = Folha.

Taxa	Bacia do Rio Camaquã												Bacia do Baixo Rio Jacuí													
	C1		C2		C3		C4		C5		C6		J1		J2		J3		J4		J5		J6		J7	
Ephemeroptera	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F
<i>Needhamella</i> Domínguez & Flowers, 1989	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Thraulodes</i> Ulmer, 1920	10	1	17	0	64	35	67	4	31	2	49	2	0	0	24	6	60	1	7	0	16	0	4	3	47	4
<i>Farrodes</i> Peters, 1969	40	89	51	55	6	23	13	45	35	27	40	34	3	1	2	2	40	14	5	10	2	2	12	35	110	175
<i>Askola</i> Peters, 1969	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3	0	10	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptohyphes</i> Eaton, 1882	4	19	14	2	5	5	0	0	6	9	0	0	7	4	0	0	9	0	10	15	6	2	4	11	39	32
<i>Traveryphes</i> Molineri, 2001	13	39	8	2	11	3	0	2	2	0	0	0	12	39	0	0	7	0	21	6	2	2	10	16	86	38
<i>Tricorythopsis</i> Traver, 1958	23	9	24	15	85	38	98	9	22	1	0	0	3	1	0	2	14	6	47	14	16	2	1	7	78	13
<i>Tricorythodes</i> Ulmer, 1920	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Americabaetis</i> Kluge, 1992	90	50	59	150	11	46	9	38	16	14	7	6	0	0	3	1	9	12	10	0	4	1	6	18	60	98
<i>Cloeodes</i> Traver, 1938	0	0	45	14	8	5	17	3	7	1	0	0	0	0	0	0	13	4	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Baetodes</i> Needham & Murphy, 1924	1	11	0	0	96	15	0	2	146	7	54	4	4	0	0	0	13	5	0	8	0	0	1	1	0	0
<i>Camelobaetidius</i> Demoulin, 1966	12	0	2	20	10	0	6	2	11	2	2	1	0	0	0	0	18	0	13	4	5	0	2	4	7	2
<i>Apobaetis</i> Day, 1955	0	1	7	7	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4
<i>Caenis</i> Stephens, 1835	2	16	143	29	2	0	5	2	2	1	0	0	0	1	4	18	12	16	3	0	1	3	2	2	9	15
<b>Abundância total</b>	<b>195</b>		<b>370</b>		<b>298</b>		<b>215</b>		<b>278</b>		<b>152</b>		<b>29</b>		<b>35</b>		<b>198</b>		<b>128</b>		<b>52</b>		<b>42</b>		<b>439</b>	
<b>Riqueza</b>	<b>11</b>		<b>11</b>		<b>11</b>		<b>9</b>		<b>10</b>		<b>5</b>		<b>6</b>		<b>6</b>		<b>11</b>		<b>11</b>		<b>8</b>		<b>9</b>		<b>11</b>	



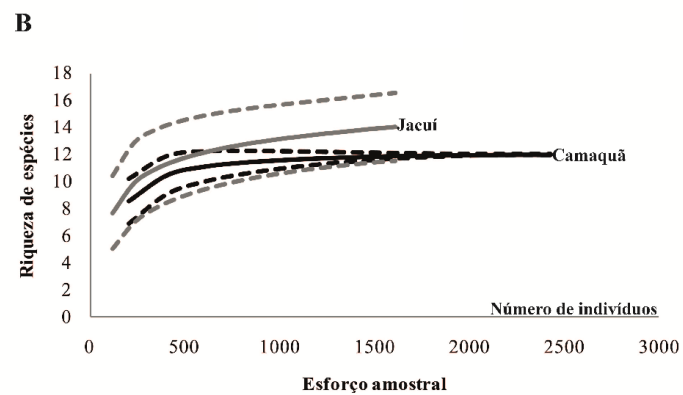
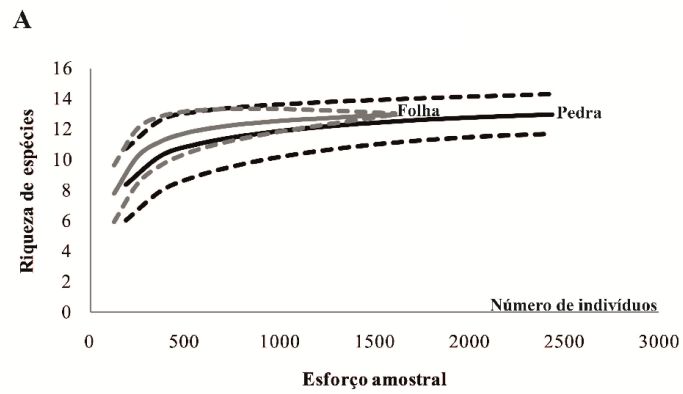


Figura 3 - Comparação da riqueza estimada de ninfas de Ephemeroptera entre os substratos (A) e entre as bacias (B) do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil, em março e abril de 2011. As linhas tracejadas superior e inferior indicam os intervalos de confiança (95%) calculado para cada ambiente.

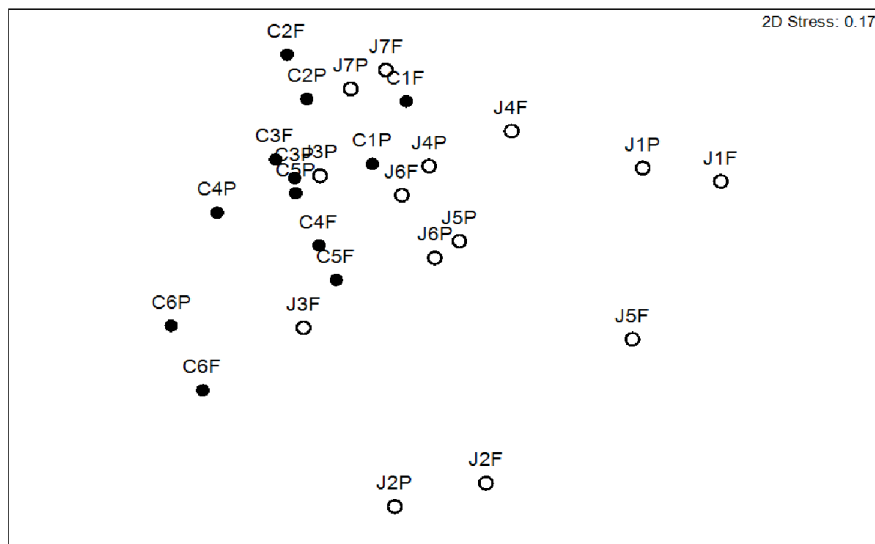


Figura 4 - Ordenação da similaridade pelo método de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) das amostras do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil, em março e abril de 2011. Ordenação da similaridade das amostras entre substratos e entre as bacias. C = Camaquã, J = Jacuí, P = Pedra e F = Folha.

### 3.2. Partilha de diversidade

O número médio de gêneros registrados por unidade de amostragem ( $\alpha_1$ ) foi 6,38 gêneros, o que representou um valor significativamente menor do que o esperado ao acaso ( $\text{prop}_{\text{Esp}<\text{Obs}} >0,999$ ), indicando a existência de agregação da fauna no menor nível hierárquico (unidade de amostragem). Por outro lado, os componentes de diversidade  $\beta_1$ ,  $\beta_3$  e  $\beta_4$  foram significativamente maiores do que o esperado ao acaso ( $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} <0,001$ ). A escala de unidades de amostragem (Surber) apresentou a maior contribuição para a diversidade total de Ephemeroptera do Planalto Sul-rio-grandense ( $\gamma$ ), contendo 20% da diversidade (Figura 5). As escalas entre riachos de uma mesma bacia ( $\beta_3$ ) e entre bacias ( $\beta_4$ ) também foram importantes para riqueza total, contribuindo com 19% e 8% respectivamente, para diversidade total (Figura 5). A escala de substrato ( $\beta_2$ ) conteve a menor contribuição (7%), e a diversidade observada foi semelhante a diversidade esperada ( $p = 0,058$ ). Entre as escalas analisadas,  $\beta_2$  foi a única não significativa (Figura 5).

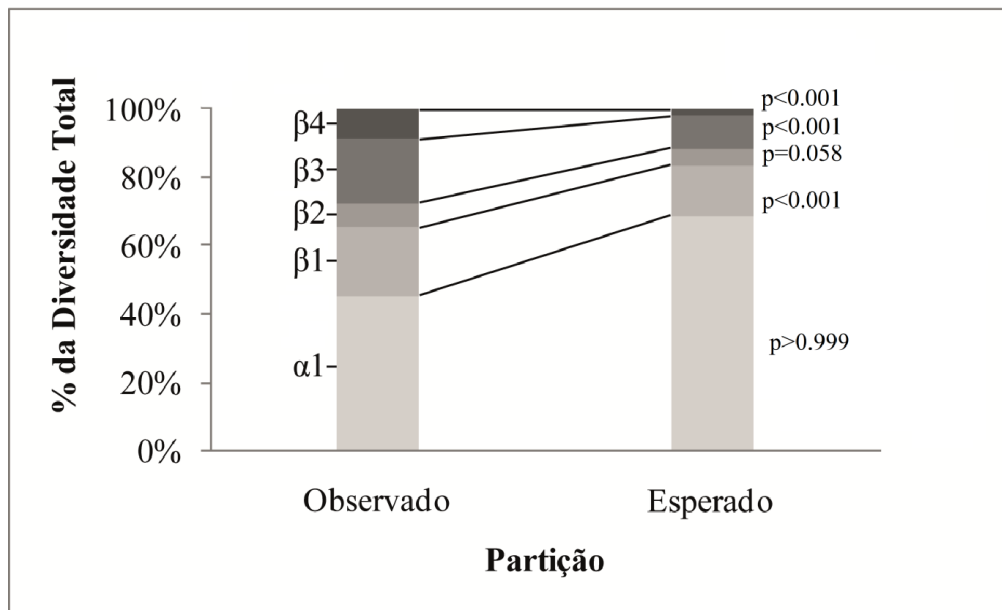


Figura 5 – Partição aditiva da diversidade das comunidades de Ephemeroptera entre escalas espaciais em riachos do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil. Valores esperados

são a média da distribuição aleatória de indivíduos através das amostras. A partição dos componentes alfa e beta está expressa em porcentagem da riqueza total para cada nível hierárquico.  $\alpha_1$  = diversidade dentro de cada unidade Surber,  $\beta_1$  = diversidade entre unidades Surber do mesmo substrato dentro de cada riacho;  $\beta_2$ , diversidade entre os dois tipos de substratos dentro de cada riacho;  $\beta_3$ , diversidade entre riachos da mesma bacia;  $\beta_4$  diversidade beta entre as bacias do Planalto Sul-rio-grandense.

### 3.3. Efeito relativo dos descritores ambientais na estruturação da comunidade de Ephemeroptera

A RDA realizada para testar o efeito da distância entre os pontos de amostragem (i.e. autocorrelação espacial) sobre a comunidade de Ephemeroptera não foi significativa ( $F = 0,68$ ;  $p = 0,83$ ;  $R^2$  ajustado = 0,12). A RDA representando correlação entre a abundância dos gêneros e os descritores ambientais ( $F = 1,69$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2$  ajustado = 0,14) foi significativa. No entanto, apenas o primeiro eixo da RDA foi significativamente diferente do acaso ( $F = 3,25$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2$  ajustado = 0,13). O primeiro eixo explicou 6% da variabilidade existente nos dados de abundância dos táxons (Tabela 4), evidenciando correlação positiva com a altitude ( $r = 0,32$ ) e a declividade ( $r = 0,01$ ), e correlação negativa com o oxigênio dissolvido ( $r = -0,91$ ). O segundo eixo mostrou correlação positiva com a altitude ( $r = 0,06$ ), a declividade ( $r = 0,99$ ) e o oxigênio dissolvido ( $r = 0,09$ ). Quanto aos táxons, *Baetodes* Needham & Murphy, 1924 e *Farrodes* Peters, 1969 apresentaram correlação positiva com a declividade, e *Trhaulodes* Ulmer, 1920, *Caenis* Stephens, 1835 e *Cloeodes* Traver, 1938 correlação positiva com a altitude (Figura 6). *Traveryphes* Molineri, 2001 e *Leptohyphes* Eaton, 1882 foram correlacionados positivamente com o oxigênio dissolvido, enquanto *Tricorythopsis* Traver, 1958, *Askola* Peters, 1969, *Tricorythodes* Ulmer, 1920 e *Apobaetis* Day, 1955 foram correlacionados negativamente com a declividade (Figura 6).

Tabela 4 - Resumo da análise de redundância relacionando a abundância de Ephemeroptera com os descritores ambientais em riachos do Planalto Sul-rio-grandense, rio Grande do Sul, Brasil.

	Descritores ambientais	
	RDA 1	RDA 2
Autovalores	0,05	0,02
Proporção explicada	0,06	0,24



## 4 DISCUSSÃO

Estudos prévios conduzidos no Rio Grande do Sul registraram cerca de 32 gêneros de Ephemeroptera em riachos do estado (Siegloch et al., 2008 - 19 gêneros; Hepp et al., 2013 - 18 gêneros; Braun et al., 2014 - 18 gêneros; Salvarrey et al., 2014 - 9 gêneros). Os 14 gêneros encontrados neste trabalho correspondem a 44% da diversidade de Ephemeroptera no estado. A diversidade de efêmeros registrada no Planalto Sul-riograndense foi um pouco menor do que a registrada na maioria dos estudos realizados no estado. Entretanto, a maioria dos riachos amostrados nesses estudos corresponde a riachos localizados no bioma Mata Atlântica. Dessa forma, menor diversidade registrada pode estar relacionada a especificidades do bioma Pampa. De fato, o presente estudo corresponde ao primeiro trabalho sobre comunidade de Ephemeroptera conduzido no bioma Pampa brasileiro. Contudo, a amostragem restrita a um curto período de tempo, aqui realizada, e a curva de riqueza estimada ascendente obtida para a Bacia do Baixo Rio Jacuí sugerem que um incremento na diversidade pode ser esperado.

### 4.1. Estrutura da comunidade de Ephemeroptera na área de estudo

Diferenças nas condições e características dos substratos de riachos tem forte influência sobre a estrutura das comunidades de macroinvertebrados, pois determinam diferenças nos habitats e microhabitats que comportam (Downes et al., 1995; Matthaei et al., 1999; Matthaei & Townsend, 2000; Costa & Melo, 2008). Contudo, no presente estudo, a distribuição espacial das ninfas de Ephemeroptera foi aleatória em relação aos tipos de substratos amostrados. Diferenças significativas na riqueza e na composição das comunidades não foram encontradas entre os substratos de folhas e pedras. O registro de *Needhamella*, exclusivamente, em pedras e de *Tricorythodes*, exclusivamente, em folhas parece ser ocasional, pois ambos os gêneros apresentaram baixa abundância. Além disso, a literatura indica hábitos similares para a biologia e a distribuição desses gêneros em riachos (Domínguez et al., 2006). Acúmulos de folhas podem ser importantes para a presença de comunidades de diversas ninfas de efêmeros (Crisci-Bispo et al., 2007). Contudo, outros fatores também são importantes como

diferenças nas condições hidráulicas (velocidade da água; Brittain, 1982). Nos substratos com acúmulos de folhas, em riachos neotropicais, diferenças na fauna de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (EPT), são detectadas entre trechos de remansos e de corredeiras (Bispo et al., 2006).

Os diferentes substratos (pedras e folhas), talvez, não sejam um fator determinante na estrutura das comunidades de Ephemeroptera na área aqui estudada. De fato, além da preferência por substrato e condições físicas, a distribuição espacial dos organismos em riachos pode ser atribuída à busca por alimentos (Hynes, 1970). As ninfas de Ephemeroptera exibem uma variedade de estratégias alimentares dependendo do seu grupo funcional, podendo ser filtradoras, raspadoras, fragmentadoras e coletoras (Merritt & Cummins, 1996). Os organismos coletores e raspadores são mais diversos entre os efêmeros (Dominguez et al, 2001), e ambos possuem adaptações estruturais que os permitem alimentarem-se de detritos, algas e perifiton depositados e aderidos aos substratos (Cummins et al., 2005; Baptista et al., 2006). Os táxons de Ephemeroptera que ocorrem em substratos de corredeiras, como os aqui estudados, apresentam aparatos fisiológicos e morfológicos para resistirem o fluxo rápido da água. Ninfas de *Baetodes* apresentam denticulos nas garras do tarso e de *Camelobaetidius* Demoulin, 1966 possuem fortes pernas com tarsos modificados, e resistirem à correnteza da água (Buss & Salles 2007). Desta forma, as ninfas de Ephemeroptera poderiam se mover entre os substratos disponíveis nas corredeiras, conforme a disponibilidade de recursos alimentares. Em outras palavras, pelo menos na área de estudo, os dois substratos amostrados não constituiriam um fator determinante da estrutura das comunidades de efêmeros, mas sim a disponibilidade de alimento aderido ao substrato (e.g. perifiton e detritos).

A tendência de segregação entre as comunidades das duas bacias analisadas, com maior dispersão entre as amostras do Baixo Rio Jacuí poderiam ser explicadas pela grande diversidade que certas comunidades de macroinvertebrados exibem na grande Bacia do Rio Jacuí. No curso médio, a montante, comunidades muito diversas de Chironomidae, Trichoptera e Ephemeroptera foram registradas em estudos prévios (Spies et al., 2006; Siegloch et al., 2008; Floss et al., 2012). De fato, os resultados do presente estudo evidenciaram expectativa de aumento na riqueza na vertente da bacia do Baixo Rio Jacuí.

## 4.2. Partilha de diversidade

A magnitude do componente  $\beta_1$  mostrou que a maior variação na composição taxonômica de Ephemeroptera ocorre entre as unidades de amostras (escala de Surber), indicando agregação da fauna na menor escala espacial analisada. Estudos prévios realizados com comunidades de macroinvertebrados mostraram que padrões de agregação da fauna em escalas menores devem-se ao tipo de substrato (Ligeiro et al., 2010; Hepp & Mello 2013; Molozzi et al., 2013). Nossos resultados não corroboraram esse padrão de agregação pelo tipo de substrato para comunidades de ninfas de Ephemeroptera, uma vez que o componente  $\beta_1$  representou a variação entre amostras de mesmo tipo de substrato e o componente  $\beta_2$  conteve uma pequena fração da diversidade. Dessa forma, a variação na composição taxonômica de ninfas de Ephemeroptera não parece estar relacionada com a diferença do substrato associado à corredeira e sim com a variação entre corredeiras. Tal resultado corrobora os obtidos pelo método de rarefação e ordenação NMDS. Desta forma, a agregação da fauna na menor escala espacial não foi devido à diferença de substrato associado as corredeiras, mas a variação entre corredeiras, que pode estar refletindo a predominância de processos que ocorrem pontualmente e que resultam em variações na disponibilidade alimentar, tais como o tempo de permanência das partículas no hábitat, colonização pelo biofilme (Allan & Calisto, 2005). Mudanças na disponibilidade de recursos podem gerar padrões de agrupamento em pequenas escalas (Clark et al., 2010). De fato, os recursos alimentares em riachos são distribuídos irregularmente e as comunidades de macroinvertebrados podem responder fortemente a essa irregularidade de recursos disponíveis (Heino et al., 2004). Portanto, supomos que os dois tipos de substratos analisados sejam funcionalmente o mesmo hábitat para as ninfas de Ephemeroptera. Desta forma, os acúmulos de folhas e pedras em corredeiras não exerceriam restrições físicas ou barreiras para o acesso aos alimentos pelos efêmeros, os quais poderiam se deslocar ativamente entre os substratos de acordo com a disponibilidade de recurso presente.

A partição da diversidade de Ephemeroptera também mostrou a importância do componente  $\beta_3$  (variação entre os riachos de uma mesma bacia), o qual reteve cerca de 19% da diversidade total. Diferenças nas características físicas e químicas entre riachos, mesmo naqueles muito próximos entre si, muitas vezes refletem em suas comunidades

aquáticas (Heino et al., 2005), as quais podem apresentar diferenças significativas na composição taxonômica de macroinvertebrados (Heino et al., 2004; Heino et al., 2005; Lind et al., 2006; Ciesielka & Bailey, 2007, Ligeiro et al., 2010). Dessa forma, a porção de diversidade devida a essa escala na área de estudo pode ser reflexo de variações apresentadas pelos riachos amostrados, em variáveis como declividade, condutividade e velocidade da correnteza. De fato, os riachos que apresentaram os maiores valores de declividade e de condutividade elétrica tiveram as menores riqueza e abundância de Ephemeroptera (C6, J1, J2, J5 e J6).

Embora o tamanho do riacho (ordem e vazão) esteja entre os principais fatores determinantes da variação encontrada nas comunidades de macroinvertebrados em riachos (Vannote et al., 1980; Al-Shami et al., 2013). Neste estudo, os pontos amostrados correspondem a trechos de baixa ordem, a maior parte dos riachos corresponde a 1ª e 2ª ordem, e apenas três riachos (C2, J4 e J7) de 3ª ordem. Assim, essas variáveis provavelmente contribuem pouco para diversidade registrada no componente  $\beta_3$  da diversidade.

#### **4.3. Efeito relativo dos descritores ambientais na estruturação da comunidade de Ephemeroptera**

A distância dos pontos amostrados entre as bacias, embora não seja foco de estudo neste trabalho, poderia representar barreiras de dispersão, fazendo com que os riachos mais próximos apresentassem táxons mais similares. Tal fenômeno é conhecido como autocorrelação espacial (Legendre & Legendre 2012). Esse efeito poderia ser evidente para ordem Ephemeroptera que é reconhecida pela baixa capacidade de dispersão (Brittain, 1982; Helen et al., 2008) devido ao curto período de vida e fragilizada de vôo de sua forma adulta. No entanto, a distância entre os riachos não teve efeito significativo sobre a fauna de Ephemeroptera. Em habitats de corredeiras, a dispersão por deriva a jusante através do fluxo contínuo da água é muito comum para imaturos de insetos aquáticos (Bilton et al., 2001; Malmqvist, 2002). Por outro lado, os adultos de efêmeros podem ser dispersos a uma longa distância pelo vento (Kelly et al., 2001), para além de sua capacidade de vôo. Além disso, o papel da distância na estruturação das comunidades de riachos é mais forte quando os organismos em questão



são rigorosamente restritos ao hábitat aquático (i.e. peixes) e que não possuem adultos voadores (Landeiro et al., 2011; 2012).

Estudos prévios mostraram a importância de variáveis ambientais como altitude, oxigênio dissolvido e declividade para estruturação das comunidades de insetos aquáticos (Weigel et al., 2003; Crisci-Bispo et al., 2007; König et al., 2008; Melo, 2009, Suga & Tanaka, 2013; Salvarrey et al., 2014). A altitude foi correlacionada, positivamente, com a abundância de *Thraulodes*, *Caenis* e *Cloeodes*. Ninfas de *Thraulodes* tem sido encontradas em regiões com altitude de até 1700m, em outras regiões neotropicais (Domínguez et al., 2006). A altitude como um fator estruturante de comunidades de efêmeros em riachos já é bem documentada (Hepp et al., 2013; Salvarrey et al., 2014; Siegloch et al., 2014). As ninfas *Traveryphe*s e *Leptohyphe*s foram correlacionados com a maior concentração de oxigênio dissolvido na água. Estudos prévios têm mostrado que estes gêneros são associados a ambientes bem preservados e livres de distúrbios humanos (Siegloch et al., 2014; Bertaso et al., 2015), os quais geralmente apresentam águas mais oxigenadas.

Os gêneros *Baetodes* e *Farrodes* estão relacionados com os riachos de maior declividade. Ninfas de *Baetodes* habitam riachos e rios de regiões montanhosas, (Domínguez et al., 2006) o quais geralmente apresentam declividade acentuada. Os riachos C5 e C6 apresentaram maior declividade e maior abundancia de *Baetodes*. Por outro lado, os gêneros *Tricorythopsis*, *Askola*, *Tricorythodes* e *Apobaetis* estão relacionados com os riachos de baixa declividade, o que é característico de regiões planas, como os planaltos.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em suma, a distribuição espacial das ninfas de Ephemeroptera foi aleatória em relação aos tipos de substratos amostrados em corredeira de riachos. A maior porção da diversidade beta ocorreu entre as unidades amostrais e entre os riachos da mesma bacia e uma porção muito pequena na escala de substrato e de bacia. A variação entre as corredeiras, provavelmente reflete a predominância de processos pontuais relacionados

à disponibilidade de recursos. Adicionalmente, acreditamos que as ninfas de efêmeros não encontram barreiras para a utilização dos substratos, as quais podem se deslocar ativamente entre os substratos. Além disso, a diversidade que ocorre entre os riachos de uma mesma bacia, pode ser atribuída as características locais de cada riacho, tais como declividade, condutividade e velocidade da correnteza. Por fim, três descritores ambientais (altitude, declividade e oxigênio dissolvido) foram importantes para estrutura da comunidade de Ephemeroptera em riachos do Planalto Sul-rio-grandense. Concluímos que as escalas entre corredeiras (unidades amostrais) e entre riachos são escalas que detêm a maior porção da variabilidade da composição taxonômica evidenciando-se mais efetivas na avaliação da variação espacial das comunidades de ninfas de Ephemeroptera.

## 6 REFERÊNCIAS

- Allan J.D.&Castillo M.M. (2007). Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. Springer, New York.
- Allan, J. D. (1975). Components of diversity. *Oecologia*, 18(4), 359–367.
- Allan, J. D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 257–284.
- Almeida, F.F.M. & Hasui, Y., (1984). O Pré-Cambriano do Brasil. Editora Edgard Blücher, São Paulo, 378pp.
- Al-Shami, S. A., Heino, J., Che Salmah, M. R., Abu Hassan, A., Suhaila, A. H., & Madrus, M. R. (2013). Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 58, 1126–1137.
- Baptista, D. F., Buss, D. F., Dias, L. G., Nessimian, J. L., Da Silva, E. R., De Moraes Neto, A. H. A., Andrade, L. R. (2006). Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 575, 83-94.
- Baptista, D. F., Dorvillé, L. F., Buss, D. F., & Nessiamian, J. L. (2001). Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia*, 61(2), 295–304.

- Barber-James, H. M., Gattolliat, J. L., Sartori, M., & Hubbard, M. D. (2008). Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 339-350.
- Becker, R. A., Chambers, J. M. & Wilks, A. R. (1988). *The New S Language*. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Bertaso, T. R. N, Spies, M. R., Kotzian, C. B., Flores, M. L. T. (2015). Effects of forest conversion on the assemblages' structure of aquatic insects in subtropical regions. *Revista Brasileira de Entomologia*, 59, 45-51.
- Bilton, D. T., J. R. Freeland, & B. Okamura. (2001). Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 159–181.
- Bispo, P. C., Oliveira, L. G., Bini, L. M. & SOUSA, K. G. (2006). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera form riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 611-622.
- Bivand, R., Micah, A., Anselin, L., Assunção, R., Berke, O., Bernat, A., Blanchet, G., Blankmeyer, E., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Gómez-Rubio, V., Halbersma, R., Krainski, E., Legendre, P., Lewin-Koh, N., Li, H., Ma, J., *et al.* (2010). Spdep: spatial dependence: weighting schemes, statistics and models. *R Packag. version 0.5-11*. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/web/packages/spdep/index.html>> Acessado em 16/02/ 2015.
- Boldrini, I.I., (2009). A flora dos campos do Rio Grande do Sul. In: PILLAR, V.P.; MÜLLER, S.C.; CASTILHOS, Z.M.S. & JACQUES, A.V.A. (eds.). Campos Sulinos, conservação e uso sustentável da biodiversidade. MMA, Brasília/DF. Pp. 63-77.
- Boldrini, R., & Hamada, N. (2011). Leptohiphidae (Insecta: Ephemeroptera) from Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 40, 682–688.
- Borcard, D., & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R. Media*.
- Boyero, L. (2003). Multiscale patterns of spatial variation in stream macroinvertebrate communities. *Ecological Research*, 18, 365-379.
- Boyero, L., & Bailey, R. C. (2001). Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. *Hydrobiologia*, 464, 219–225.

- Braun, B. M., Salvarrey, A. V. B., Kotzian, C. B., Spies, M. R., Pires, M. M., (2014). Diversity and distribution of riffle beetle assemblages (Coleoptera, Elmidae) in montane rivers of Southern Brazil. *Biota Neotropica*, 14, 1–11.
- Brittain J.E., (1982). Biology of mayflies. *Annu. Rev. Entomol.*, 27, 119–147.
- Brittain, J.E. & Sartori, M. Ephemeroptera (Mayflies) (2003). In: RESH, V. H. e Cardé, R.T. (eds). *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, Amsterdam, p. 373-380.
- Buss, D.F. & Salles, F.F., (2007). Using Baetidae species as biological indicators of environmental degradation in a Brazilian river basin. *Environ. Monit. Assess.*, 130, 365–372.
- Chambers, J. M. (2008). SoDA: Functions and examples for “Software for Data Analysis.” *R Packag. version 1.0-3*. Disponível em:  
<<http://cran.r-project.org/web/packages/SoDA/index.html>.>  
Acessado em 16/02/ 2015.
- Ciesielka, I.K. & Bailey, R.C. (2007). Hierarchical structure of stream ecosystems: consequences for bioassessment. *Hydrobiologia*, 586, 57–67.
- Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N. R., & Lake, P. S. (2010). Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: The importance of knowing the relative contributions of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity. *Diversity and Distributions*, 16, 725–736.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. (2006). PRIMER v6: User Manual/ Tutorial. Primer-E Ltd, Plymouth, UK, 190pp.
- Colwell, R.W. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. <http://purl.oclc.org/estimates>
- Corkum, L. (1990). Intra-biome distributional patterns of lotic macroinvertebrate assemblages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 2147–2157.
- Corkum, L.D. (1989). Patterns of benthic invertebrate assemblages in rivers of northwestern North America. *Freshwater Biology*, 21, 191–205.
- Costa, S. S., & Melo, A. S. (2008). Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: Among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, 598, 131–138.
- Crisci-Bispo, V. L., Bispo, P. C., & Froehlich, C. G. (2007). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in two Atlantic Rainforest streams, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, 312-318.

- Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C., & Summerville, K. S. (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *The American Naturalist*, 162, 734–743.
- Cummins K.W., Merritt R.W. & Andrade P.C.N. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in South Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 40, 69-89.
- Domínguez, E., & Fernández, H.R., (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, 656 p.
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M.L., Hubbard, M.D., Nieto, C., (2006). Ephemeroptera of South America (Aquatic Biodiversity of Latin America). Vol. 2. Pensoft Publications, p. 646.
- Downes, B.J., Lake P.S. & Schreiber E.S.G. (1995). Habitat structure and invertebrate assemblages on stream stones: a multivariate view from the riffle. *Aust. J. Ecol.*, 20, 502–514.
- Dray, S. (2010). SpacemakeR: Spatial modelling. *R Packag. version 0.0-5/r83*. Disponível em:  
<<http://r-forge.r-project.org/projects/sedar>>  
Acessado em 16/02/ 2015.
- Edmunds Jr, G.F. & Waltz, R.D. (1996). Ephemeroptera. In: Merritt, R. W. e Cummins, K. W. (Eds). An introduction to the aquatic insects of North America. 2.ed. New York: Kendall-Hunt, p. 126-163.
- Feminella, J. (2000). Correspondence between stream macroinvertebrate assemblages and 4 ecoregions of the southeastern USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, 442– 461.
- Fleishman, E., Betrus, C.J. & Blair, R.B. (2003). Effects of spatial scale and taxonomic group on partitioning of butterfly and bird diversity in the Great Basin, USA. *Landscape Ecology*, 18, 675–685.
- Floss, E. C. S.; Kotzian, C. B.; Spies, M. R.; Secretti, E. (2012). Diversity of nonbiting midge larvae assemblages in the Jacuí River basin, Brazil. Tucson. *Journal of Insect Science*, 12, 1-33.
- Frissell C. A., Liss, W. J., Warren, C. E. & Hurley, M. D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Envir. Manag.* 10, 199–214.
- Gering, J. C., Crist, T. O., & Veech, J. A. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17, 488–499.

Giraudoux, P. (2014) Pgirness: Data analysis in ecology. *R Packag. version 1.5.9*. Disponível em:  
<<http://perso.orange.fr/giraudoux>.>  
Acessado em 16/02/ 2015.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379–391.

Hasenack, H. & Weber, E. (org.) (2010). Base cartográfica vetorial contínua do Rio Grande do Sul - escala 1:50.000. Porto Alegre, UFRGS-IB-Centro de Ecologia.

Heaney, L.R. (2007). Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography? *Journal of Biogeography*, 34, 753–757.

Heino J., Bini L.M., Karjalainen S.M., Mykra H., Soininen J., Vieira L.C.G. & Diniz-Filho J.A.F. (2010). Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatom ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos*, 119, 129–137.

Heino, J., & Peckarsky, B. L. (2014). Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science*, 16, 1–7.

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

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

Heino, J., Parviainen, J., Paavola, R., Jehle, M., Louhi, P., & Muotka, T. (2005). Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia*, 539(1), 121–130.

Hepp, L. U., & Melo, A. S. (2013). Dissimilarity of stream insect assemblages: Effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia*, 703, 239–246.

Hepp, L. U., Landeiro, V. L., and Melo, A. S. (2012). Experimental assessment of the effects of environmental factors and longitudinal position on alpha and beta diversities of aquatic insects in a neotropical stream. *International Review of Hydrobiology*, 97, 157–167.

Hepp, L. U., Restell, R. M., Milesi, S. V., Biasi, C. & Molozzi, J. (2013). Distribution of aquatic insects in urban headwater streams. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 25, 1-9.

- Hynes H.B.N. (1970). *The Ecology of Running Waters*. Liverpool University Press, Liverpool.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). (2004). Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de biomas do Brasil. IBGE. <http://www.ibge.gov.br>.
- Jost, L., Devries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A., & Ricotta, C. (2010). Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions*, 16, 65–76.
- Kelly L.C, Bilton, D.T, & Rundle, S.D. (2001). Genetic differentiation and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax aspersus* (Trichoptera: Limnephilidae). *Heredity*, 86, 370-77.
- Kohler, S.L. & Wiley, M.J. (1997). Pathogen outbreaks reveal large-scale effects of competition in stream communities. *Ecology*, 78, 2164–2176.
- König, R., Suzin, C. R. H., Restello, R. M., & Hepp, L. U. (2008). Qualidade das águas de riachos da região norte do Rio Grande do Sul (Brasil) através de variáveis físicas, químicas e biológicas. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 3(1), 84–93.
- Kovats Z.E., Ciborowsky J.J.H. & Corkum L.D., (1996). Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater Biology*, 36, 265–276.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5–13.
- Landeiro, V. L., L. M. Bini, A. S. Melo, A. M. O. Pes, & W. E. Magnusson. 2012. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshw. Biol.*, 57, 1554–1564.
- Landeiro, V. L., W. E. Magnusson, A. S. Melo, H. M. V. Espírito-Santo, & L. M. Bini. 2011. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshw. Biol.*, 56, 1184–1192.
- Legendre, P., & Gallagher, E. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- Legendre, P., & L. Legendre. (2012). *Numerical ecology*. 3rd ed. Elsevier, Amsterdam, 990 pp.
- Li, J., Herlihy, A., Gerth, W., Kaufmann, P., Gregory, S., Urquhart, S., & Larsen, D. P. (2001). Variability in stream macroinvertebrates at multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, 46, 87–97.
- Ligeiro, R., Melo, A. S., & Callisto, M. (2010). Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology*, 55, 424–435.

- Lowe, W. H., Likens, G. E., & Power, M. E. (2006). Linking Scales in Stream Ecology. *BioScience*, 56, 591.
- Malmqvist, B. (2002). Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47, 679–694.
- Malmqvist, B. (2002). Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshw Biol*, 47, 679-694.
- Maluf, J. R. T. (2000). Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, 8, 141–150.
- Maluf, J. R. T., (2000). Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, 8, 141–150.
- Matthaei, C.D. & Townsend C.R. (2000). Long-term effects of local disturbance history on mobile stream invertebrates. *Oecologia*, 125, 119–126.
- Matthaei, C.D., Peacock, K.A. & Townsend, C.R. (1999). Patchy surface stone movement during disturbance in a New Zealand stream and its potential significance for the fauna. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1091–1102.
- Menge, B. A., & Olson, A. M. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, 5, 52–57.
- Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1996). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 3 rd ed., Kendall/ Hunt Publishing Company, Iowa, 862pp.
- Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1996). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 3 rd ed., Kendall/ Hunt Publishing Company, Iowa, 862pp.
- Molozzi, J., Hepp, L. U., & Callisto, M. (2013). The additive partitioning of macroinvertebrate diversity in tropical reservoirs. *Marine and Freshwater Research*, 64, 609–617.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. (2009). Vegan: Community Ecology Package. *R Packag. version 1.15-2*. Disponível em:  
<<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>  
Acessado em 16/02/ 2015.
- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V. D., Blanco, C. C., Boldrini, I. I., Both, R., & Forneck, E. D. (2007). Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 101–116.



- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C. Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. (2007). Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 101 – 116.
- Pires, M. M., Kotzian, C. B., Spies, M. R., Baptista, V. A. (2015). Comparative assessment of aquatic macroinvertebrate diversity in irrigated rice fields and wetlands through different spatial scales: an additive partitioning approach. *Marine & Freshwater Research*, No prelo.
- Poff, N. L., J. D. Olden, N. K. M. Vieira, D. S. Finn, M. P. Simmons, & B. S. Kondratieff. (2006). Functional niche traits of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 730–755.
- Popielarz, P.A., & Neal, Z.P. (2007). The niche as a theoretical toll. *Annu. Rev. Sociol.*, 33, 65–84.
- Porto, M. L. (2002). Os campos sulinos: sustentabilidade e manejo. *Ciência & Ambiente*, 24, 119-138.
- Porto, M. L., (2002). Os campos sulinos: sustentabilidade e manejo. *Ciência & Ambiente*, 24, 119-138.
- R Development Core Team (2010). R: a language environment for statistical computing. *R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria*. Disponível em: <[www.R-project.org](http://www.R-project.org)>  
Acessado em 16/02/ 2015.
- Rabeni, C. F., & K. E. Doisy. (2000). Correspondence of stream benthic invertebrate assemblages to regional classification schemes in Missouri. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, 419 – 428.
- Rambo, B. (1994). A Fisionomia do Rio Grande do Sul. Ensaio de Monografia Natural. 3ª ed.
- Rambo, B. ,(1994). A Fisionomia do Rio Grande do Sul. Ensaio de Monografia Natural. 3ª ed.
- Richards, C., Haro, R. J., Johnson, L. B., & Host, G. E. (1997). Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology*, 37, 219–230.
- Ricklefs, R. E., & D. Schluter. (1993). Species diversity in ecological communities. Chicago University Press, Chicago.

- Rodríguez-Zaragoza, F. A., & Arias-González, J. E. (2008). Additive diversity partitioning of reef fishes across multiple spatial scales. *Caribbean Journal of Science*, 44, 90–101.
- Rosenberg, D. M. & V. H. Resh, (1993). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman & Hall, New York.
- Salvarrey, A.V.B., Kotzian, C.B., Spies, M.R., Braun, B., (2014). The influence of natural and anthropic environmental variables on the structure and spatial distribution along longitudinal gradient of macroinvertebrate communities in southern Brazilian streams. *J. Insect Sci.*, 14, 13.
- Schmera, D., & Erös, T. (2008). Linking scale and diversity partitioning in comparing species diversity of caddisflies in riffle and pool habitats. *Fundamental and Applied Limnology*, 172, 205–215.
- SEMA (Secretária do Ambiente e Desenvolvimento Sustentável), (2010). Bacias Hidrográficas do RS, disponível em:  
< [http://www.sema.rs.gov.br/conteudo.asp?cod\\_menu=54](http://www.sema.rs.gov.br/conteudo.asp?cod_menu=54)>  
Acesso em 28.02.2015.
- Shimano, Y., Salles, F. F., & Juen, L. (2013). Study of the mayfly order Ephemeroptera (Insecta) in Brazil: a scientiometric review. *Revista Brasileira de Entomologia*, 57, 359–364.
- Siegloch, A. E., Froehlich, C. G., & Kotzian, C. B. (2008). Composition and diversity of Ephemeroptera (Insecta) nymph communities in the middle section of the Jacuí River and some tributaries, southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 98, 425-432.
- Siegloch, A. E., Polegatto, C. M., & Froehlich, C. G. (2006). *Segesta riograndensis*, new genus and species of an Atalophlebiinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) mayfly from southern Brazil. *Zootaxa*, 35–43
- Siegloch, A.E., Suriano, M., Spies, M., Fonseca-Gessner, A., (2014). Effect of land use on mayfly assemblages structure in Neotropical headwater streams. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 86, 1735-1747.
- Simberloff, D., (1978). Use of rarefaction and related methods in ecology. In: *Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses* (eds K. L. Dickson, J. Cairns Jr & R. J. Livingston) pp. 150–65. American Society for Testing and Materials, Philadelphia.
- Spies, M. R., Froehlich, C. G., & Kotzian, C. B. (2006). Composition and diversity of Trichoptera (Insecta) larvae communities in the middle section of the Jacuí river and some tributaries, State of Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 96, 389-398.

- Stendera, S. E. S., & Johnson, R. K. (2005). Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, 50, 1360–1375.
- Strahler, A. N. (1964). Quantitative geomorphology of drainage basins and channel networks. Section 4-2 in Chow V, ed. *Handbook of Applied Hydrology*. New York: McGraw-Hill.
- Strahler, A.N., (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. Geophys. Union*, 38, 913-920.
- Suga, C. M., & Tanaka, M. O. (2013). Influence of a forest remnant on macroinvertebrate communities in a degraded tropical stream. *Hydrobiologia*, 703, 203–213.
- Townsend, C.R., Downes, B.J., Peacock, K., & Arbuckle, C.J. (2004). Scale and the detection of land-use effects on morphology, vegetation and macroinvertebrate communities of grassland streams. *Freshwater Biology*, 49, 448–462.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137.
- Veech, J.A. & Crist, T.O. (2009). PARTITION 3.0. User's Manual. (Unpublished document). Disponível em:  
<<http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>>  
Acessado em 08/01/2015.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Wagner, H. H., O. Wildi, & C. W. Ewald. (2000). Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Land- scape Ecology*, 15, 219–227.
- Weigel, B. M., Wang, L., Rasmussen, P. W., Butcher, J. T., Stewart, P. M., Simon, T. P., & Wiley, M. J. (2003). Relative influence of variables at multiple spatial scales on stream macroinvertebrates in the Northern Lakes and Forest ecoregion, U.S.A. *Freshwater Biology*, 48, 1440–1461.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Wiley, M.J., Kohler, S.L., & Seelbach, P.W. (1997). Reconciling landscape and site based views of aquatic stream communities. *Freshwater Biology*, 37, 133–148.

Anexo I - Paisagem do Planalto Sul-rio-grandense, Brasil.



Anexo II - Registros fotográficos de riachos amostrados no Planalto Sul-riograndese, Brasil.

