Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

# Efeito dos fatores locais e espaciais na estrutura de comunidade de Odonata em lagoas permanentes na transição Cerrado-Mata Atlântica

Alessandra dos Santos Venturini do Prado

Campo Grande
Abril de 2017

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

# Efeito dos fatores locais e espaciais na estrutura de comunidade de Odonata em Lagoas permanentes na transição Cerrado Mata Atlântica

Alessandra dos Santos Venturini do Prado

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ecologia, pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Dr. Danilo Bandini Ribeiro

Coorientadora: Dra. Camila Aoki

**Banca avaliadora**

**Dedicatória**

Dedico este trabalho a minha

querida orientadora, acadêmica

e de vida, Camila Aoki.

**Agradecimentos**

Agradeço primeiramente á meu filho Gabriel, por compreender, me ajudar e me dar força. Á minha família pelo apoio em todas as horas, mesmo muitas vezes á distância.

Agradeço aos colegas de turma do mestrado por toda parceria, em especial á Carolina Garcia, Irídia Barbosa e Juliana Saraiva pelo ombro amigo de sempre que tornou tudo mais fácil.

Agradeço ao meu orientar Danilo Bandini Ribeiro pela ajuda, paciência e por ter aceito me orientar. A minha querida coorientadora Camila Aoki, por toda ajuda e parceria de sempre.

Agradeço á todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação por todo conhecimento transmitido. Á Rosilene Bejarano por toda ajuda com as questões burocráticas ao longo do mestrado.

Agradeço á todos meus amigos pela força e paciência ao longo do mestrado, em especial ao meu querido amigo Júnior Henrique por toda a ajuda.

Agradeço á Renata Mariano, Glaudson Bogarim e Paulo Landgref pela ajuda em campo. Á Fábio Rosa pela parceria, coleta e identificação dos peixes. Á Marciel Élio pela ajuda na identificação das espécies. Agradeço á Rafael Arruda pela ajuda com as análises.

Agradeço também o professor Franco Leandro de Souza pelo empréstimo de equipamento. Á todos os proprietários das áreas amostradas, meu muito obrigada.

Por fim agradeço ao CNPq pela concessão de bolsa, o que possibilitou que eu me dedicasse integralmente ao curso.

# Índice

Resumo ..... 7

Abstract ..... 8

Introdução ..... 9

Métodos ..... **Erro! Indicador não definido.**~~12~~

Resultados ..... 15~~18~~

Discussão ..... 28~~32~~

Literatura citada ..... 28~~34~~

**Resumo**

Este trabalho teve por objetivo investigar a importância relativa dos fatores ambientais locais e espaciais sobre a abundância, riqueza e composição de metacomunidades de Odonata em lagoas permanentes. O estudo foi realizado nas várzeas do Rio Ivinhema entre os meses de junho e setembro de 2016. Foram amostradas 32 lagoas permanentes. Coletamos 1.196 indivíduos, pertencentes à 39 espécies, 19 gêneros e três famílias, das quais 25 espécies pertencem à subordem Anisoptera e 14 à Zygoptera. Nossos resultados revelaram que a comunidade de Odonatas foi melhor explicada pelas variáveis ambientais ($F_{4,23} = 1,97$, $P = 0,002$). Preditores espaciais não apresentaram relação significativa com a variação na composição de espécies ($F_{3,23} = 1,19$, $P = 0,229$). Variáveis ambientais independentes da estrutura espacial explicaram 10% da variação na composição de espécies. Quando as subordens foram analisadas separadamente, a composição da comunidade de Zygoptera e de Anisoptera também foram explicadas pelos fatores ambientais. Contudo, em Zygoptera, o componente puramente ambiental apresentou maior explicação ($F_{4,25} = 2,76$, $P = 0,002$). As variáveis ambientais que melhor explicaramo padrão de distribuição da comunidade total de Odonata foram condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, temperatura da água e área.

**Abstract**

This work aimed to investigate the contribution of local environmental and spatial factors on the abundance, wealth and metacommunity composition of Odonata in permanent ponds. The study was conducted in the floodplains of the Ivinhema River between June and September 2016. Collect 1.196 individuals, belonging to the 39 species, 19 genera and three families, of which 25 species belonging to the suborder Anisoptera and 14 the Zygoptera. Our results revealed that the community of Odonata was best explained by environmental variables (F4 = 1.97 .23, P = 0.002). Spatial predictors showed no significant relationship with the variation in species composition (.23 F3 = 1.19, P = 0.229). Environmental variables independent of spatial structure explained 10% of the variation in species composition. When the suborders were analyzed separately, the composition of the community of Zygoptera and Anisoptera were also explained by environmental factors. However, in Zygoptera, the purely environmental component was more explanation (F4 .25 = 2.76, P = 0.002). The environmental variables that best explain the pattern of distribution of total community of Odonata were electrical conductivity, dissolved oxygen, temperature of the water and the area.

**Introdução**

Entender como os mecanismos operam na estruturação das comunidades biológicas e atuam nas diferentes escalas de tempo e espaço é um dos objetivos centrais da ecologia (Ricklefs & Schluter 1993, Brown 1995). Inúmeras hipóteses e teorias surgiram com intuito de explicar os padrões de estruturação de comunidades, tanto em nível regional quanto local (Macarthur & Levins 1964, Marcarthur & Wilson 1967, Wilson 1992, Hubbell 2001, Kneitel & Chase 2004). Dentre estas, a Teoria do Nicho (Macarthur & Levins 1964, Wight 2002) e a Teoria Neutra (Hubbell 2001) tem sido as principais referências dos ecólogos na interpretação dos padrões observados das comunidades biológicas (Alonso et al. 2006).

A Teoria do Nicho postula que vez que cada espécie teria um conjunto de condições bióticas e abióticas que determinam os limites em que podem persistir (Grinnell 1917, Hutchinson 1957, 1959). De acordo com esta teoria, cada indivíduo se estabelecerá somente em habitats onde as condições ambientais locais forem propícias à sua sobrevivência e reprodução. Dessa forma, o padrão de composição das espécies nas assembleias deve ser determinado por características ambientais que relacionam as espécies capazes de se estabelecer em determinados locais. Em contrapartida a Teoria Neutra Unificada de Biodiversidade e Biogeografia, assume que processos probabilísticos relacionados a colonização e extinção dos indivíduos nos habitats podem explicar as diferenças de composição e abundância relativa das espécies (Hubbell 2001). Sendo assim, a diversidade seria mantida apenas por estocasticidade, em escala local e regional (Hubbell 2001). Segundo a teoria neutra, todos os indivíduos possuem propriedades ecológicas equivalentes e o principal agente estruturador das comunidades seria a dispersão (Chave 2004).

Apesar das diferenças entre as duas teorias, e das mesmas serem amplamente utilizadas, nenhuma é capaz de explicar os padrões de todas as comunidades de forma isolada. O mais

provável é que as comunidades são estruturadas pelo balanço entre os mecanismos enfatizados pela Teoria do Nicho e pela Teoria Neutra (Gravel et al. 2006, Leibold & McPeek 2006). Atualmente a importância relativa de cada um destes fatores na estruturação das comunidades é investigada (Leibold et al. 2004). Diante dessa constatação, a abordagem de metacomunidades utiliza os princípios da teoria de nicho e da teoria neutra para entender os mecanismos que atuam na estruturação de metacomunidades (Leibold et al. 2004). Segundo Leibold et al. (2004), uma metacomunidade pode ser definida como um conjunto de comunidades locais que potencialmente interagem entre si através da dispersão de espécies. Paradgimas definidos originalmente por Leibold et. Al (2004) se baseia em quatro perspectivas principais, “Patch-dynamic”, “Species-sorting”, “Mass-effect”, e “Neutral paradigm” (Leibold et al. 2004).

A perspectiva de “Patch dynamics” assume que as manchas são idênticas e que cada macha é capaz de manter populações, podendo estar ocupadas ou não (Leibold et al. 2004). Segundo essa perspectiva a diversidade local é limitada pela dispersão e a dinâmica espacial é determinada por extinção e colonização, onde melhores colonizadores dominam comunidades isoladas ou recentemente perturbadas, enquanto melhores competidores podem levá-los à extinção em comunidades menos isoladas ou mais antigas (Holyoak et al. 2005).

Por outro lado, a “Species-sorting” considera que as manchas de habitat são distintas e as espécies ecologicamente diferentes (Leibold et al. 2004, Soininen 2014). Os resultados das interações entre espécies, a qualidade da mancha e a dispersão afetam conjuntamente a composição da comunidade local. Segundo esta perspectiva a dispersão é importante porque permite mudanças na composição para acompanhar as mudanças nas condições ambientais locais (Leibold 1998, Chase & Leibold 2003). A perspectiva “Mass-effect” considera a dispersão como fator determinante na dinâmica local. Ela assume que diferentes manchas possuem diferentes condições em um dado tempo e estão ligadas através da dispersão,

resultando em relações fonte-dreno (Holt 1993, Mouquet & Loreau 2002, 2003). A dispersão então teria um papel duplo, onde a imigração completa as taxas de natalidade locais por aumentar a densidade e a emigração aumenta a taxas de perdas (Brown & Kodric-Brown 1977, Shmida & Wilson 1985, Holyoak & Ray 1999). Nessa perspectiva a coexistência é obtida através de uma compensação regional das capacidades competitivas locais (Mouquet & Loreau 2002). Finalmente, a perspectiva "Neutral paradigm" considera que todas as manchas são idênticas e as espécies similares  na sua capacidade de competição, dispersão e fitness (Hubbell 2001). A composição local é determinada por movimentos aleatórios que alteram as frequências de espécies (Leibold et al. 2004).

Comunidades de invertebrados aquáticos lagoas são excelentes exemplos de metacomunidades naturais por ocuparem habitats isolados em uma paisagem terrestre que é inóspita para a maioria dos organismos aquáticos. Assim, são bons modelos para testar os pressupostos teóricos das metacomunidades. O objetivo deste trabalho foi testar se as quais fatores explicam a variação na riqueza e composição de comunidades de odonatas em lagoas permanentes. Nossa hipótese é que de forma geral os odonatas responderiam ao gradiente ambiental, porém quando analisadas separadamente a subordem Anisoptera teria um maior poder de explicação, pois possuem maior capacidade de dispersão, sendo assim, poderiam selecionar ambientes com condições adequadas para sobrevivência. Enquanto que a distribuição de zygopteras seria melhor explicada pelas variáveis espaciais, pois possuem menor capacidade de dispersão.

## Métodos

### *Modelo de estudo*

Dentre os insetos aquáticos, a ordem Odonata é amplamente distribuída, ocorrendo em praticamente todos os continentes. Odonatas são predadores generalistas que possuem estreita

ligação com os corpos d'água, podendo ser encontrados em poças temporárias, lagoas, pequenos córregos e rios (Cobert 1999). Nesses ambientes a fase imatura se desenvolve e os adultos alados, principalmente os machos, passam a maior parte de seu tempo defendendo território para a oviposição das fêmeas, disputando poleiros para a visualização destas (De Marco & Resende 2004) e copulando (Conrad & Pritchard 1992).

Na América do Sul, a diversidade destes insetos está dividida em duas subordens, Anisoptera e Zygoptera (De Marco & Viana 2005). Anisoptera são geralmente maiores e possuem maior capacidade de dispersão, enquanto Zygoptera são menores e tem dispersão limitada (Corbet 1999). Segundo Corbet (1999) Zygoptera são mais afetadas por características ambientais e espaciais do que Anisoptera, por serem mais dependentes do habitat e terem menor capacidade de dispersão. Além disso, Zygoptera têm requisitos ecológicos e comportamentais específicos, que podem limitar sua distribuição espacial (May 1976, Corbet 1999, Juen & De Marco 2012, Mendes et al. 2015), enquanto Anisoptera são mais tolerantes às variações nas condições ambientais e são capazes de atingir locais mais distantes de sua região de origem (Corbet 1999).

*Área de estudo*

A planície de inundação do Alto Rio Paraná é o último trecho do Rio Paraná inalterado no Brasil (Agostinho et al. 2004). É uma área de grande relevância para diversas espécies migratórias de peixes e ainda suporta alta diversidade de espécies (Agostinho et al. 2004), e um importante remanescente de várzea que se encontra dentro de três unidades de conservação (Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná, Parque Nacional de Ilha Grande e Parque Estadual do Ivinhema). As diversas pressões antropogênicas às quais esta região da planície está sujeita influenciam a biodiversidade em diferentes escalas temporais e espaciais (Agostinho et al. 2013).

O clima da região é de transição entre o tropical e o subtropical, úmido com inverno seco e verão chuvoso (tipo Aw), segundo a classificação de Köppen. A temperatura média anual varia de 20 a 22ºC e a precipitação média anual variam de 1.400 a 1.700 mm (Oliveira et al. 2000). A planície de inundação tem regime hidrológico com estação seca (junho-setembro) e chuvosa (outubro-fevereiro) (Agostinho et al. 2004). Contudo, os reservatórios hidrelétricos recentemente construídos têm alterado profundamente a frequência, amplitude e duração das cheias (Souza-Filho 2009).

*Coleta dos dados*

A coleta de dados foi realizada nos municípios de Batayporã e Taquarussu, Mato Grosso do Sul (Figura 1), entre os meses de julho e setembro de 2016, correspondendo o período de seca. Foram realizadas coletas em 32 lagoas permanentes selecionadas ao acaso por imagens de satélites.

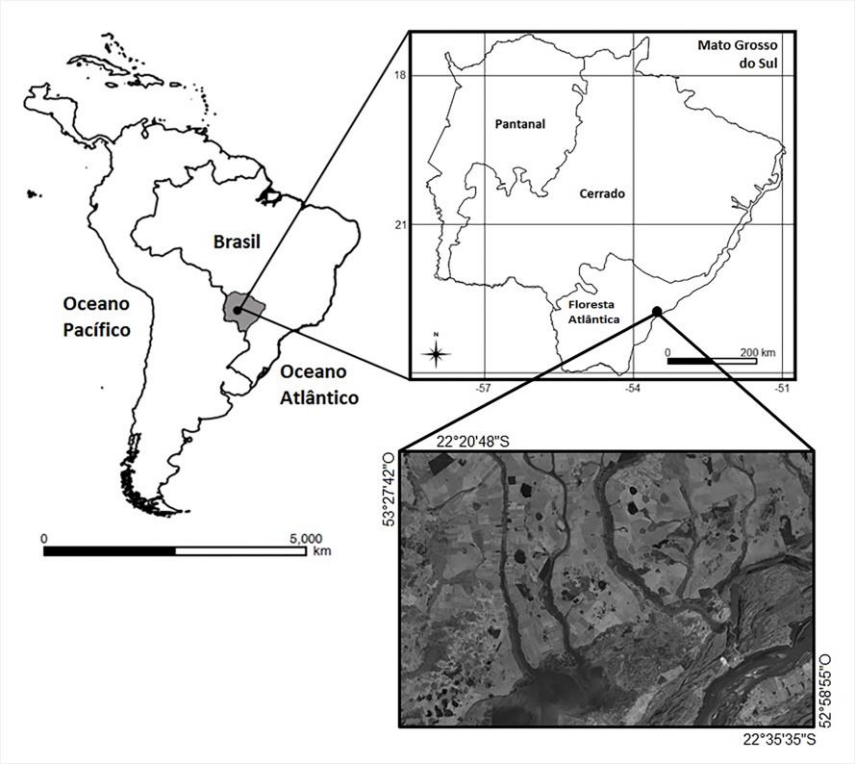

**Figura 1.** Localização da área de coleta na planície de inundação do Alto Rio Paraná, divisa dos municípios de Taquarussu e Batayporã (MS).

Utilizamos a metodologia de busca ativa limitada pelo tempo, duas horas por lagoa totalizando 64 horas de coleta. Indivíduos adultos foram coletados com auxílio de rede entomológica, o material foi tratado em acetona PA (acetona pura) para manutenção das cores e acondicionado em envelopes entomológicos. Em laboratório as espécies foram identificadas com auxílio de literatura específica (Lecione, 2005, 2006, Heckman 2006, 2008, Garrison et. al 2006) e pela comparação com material previamente identificado por especialistas. Posteriormente, o material será depositado na Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS).

Em cada ponto amostral foi avaliada a cobertura ocupada pelas espécies de macrófitas aquáticas baseada na escala de Domin-Krajina (Braun-Blanquet 1979), adaptado para este estudo: “1” – cobertura de até 20% da área da lagoa, “2” – cobertura entre 21 e 40%, “3” – cobertura entre 41 e 60%, “4” – cobertura entre 61 e 80%, “5” – cobertura entre 81 e 100%.

Através de imagens do satélite Landsat-5 TM na estação seca (menor sobreposição de nuvens), foram medidas área, perímetro e a distâncias entre as lagoas amostradas com auxílio do programa QuantumGIS. Com o intuito de verificar se a área de borda das lagoas influenciaria a riqueza/abundância de espécies, pois esta está relacionada à área para forrageio, foi utilizado o índice de circularidade (Chaturvedi 1926 *apud* Oliveira et al. 2005, adaptado para este estudo). Este índice demonstra relação borda/interior e determina a tendência em relação à forma da lagoa, quanto mais próximo a forma redonda, menor área de borda, conforme se segue:

$$IC = 40000.\pi.A / P^2$$

onde,

IC: índice de circularidade;

A: área da lagoa, em ha;

P = perímetro da lagoa, em metros.

A lagoa possui forma arredondada, quando o valor do índice de circularidade(IC) for próximo de 1. À medida que este se distancia de 1, a lagoa possui formato alongado, com borda maior em relação à área.

A fim de verificar se a presença de possíveis predadores influenciaria a comunidade de Odonatas, foram realizadas capturas de peixes em todos os pontos amostrais utilizando redes de arrasto (seis metros de extensão, 1,5 metro de altura e malha três 3 mm entre nós opostos) e peneiras (geralmente se coloca área e entrenó). Em cada lagoa foram realizados três arrastos e 30 peneiradas. Os espécimes foram contados, identificados em campo e soltos ainda vivos. Quando a identificação não foi possível, os espécimes foram coletados, etiquetados e preservados em formaldeído 4% para posterior identificação.

As seguintes variáveis limnológicas foram mensuradas utilizando sonda multiparâmetros (HI 769828 HANNA) e análises laboratoriais: temperatura da água (°C), oxigênio dissolvido (mg/L), pH (µS/cm), concentração de nitrogênio total (µg/L, método de Valderrama1981), de fósforo total (µg/L, Valderrama1981), de nitrato e nitrito total (µg/L, Mackereth et al. 1978), e de amônia total (µg/L, Koroleff 1976). Cada lagoa foi amostrada na margem, em três pontos distintos para a obtenção de média.

*Análise de dados*

As matrizes de dados da comunidade de Odonata, e separadamente para as subordens Anisoptera e Zygoptera, foram previamente trabalhadas para recuperar o principal padrão nas análises subsequentes. Primeiramente espécies com apenas uma ocorrência foram retiradas

das ordenações porque nenhum coeficiente consegue dar peso adequado para espécies raras (Legendre & Gallagher 2001). Após este procedimento as matrizes foram transformadas pelo método de Hellinger. Este procedimento é importante para analises lineares, como Análises de Redundância (RDA). A transformação de Hellinger é particularmente adequada para os dados de abundância de espécies, esta transformação dá pesos baixos para variáveis com contagens baixas e muitos zeros. A transformação consiste em dividir cada valor em uma matriz de dados por sua soma de linha e extrair a raiz quadrada do quociente.

*Descritores espaciais* - As coordenadas geográficas das lagoas foram usadas para gerar variáveis espaciais por Principal Coordinates of Neighbour Matrices (PCNM) ( Borcard & Legendre 2002, Borcard et al. 2004, Dray et al. 2006). Este é um método para acessar a estrutura espacial em dados ecológicos em diferentes escalas, através de uma matriz de distâncias geográficas entre as unidades amostrais (Borcard & Legendre 2002, Borcard et al. 2004, Dray et al. 2006). Os primeiros PCNMs gerados na análise representam escalas espaciais mais amplas, enquanto que os últimos cobrem estruturas espaciais mais finas. O método consistiu em calcular uma matriz truncada das distâncias Euclidianas das coordenadas geográficas das lagoas, com posterior análise de coordenadas principais sobre a matriz truncada. Desta forma foram retidos os eixos com autovetores positivos e selecionados os mais importantes (forward selection), sendo usados como variáveis explanatórias na partição de variâncias e em modelos inferenciais.

*Seleção de variáveis preditoras* - Com o objetivo de minimizar o erro Tipo I e a superestimativa do total de variação explicada, foi realizada seleção de variáveis preditoras (forward selection). Este procedimento minimiza possível colinearidade entre as variáveis preditoras, onde variáveis com VIF (Variance Inflation Factors) maior que 10 são excluídas da seleção. Neste processo foram consideradas todas as variáveis limnológicas, bem como a área da lagoa e valor calculado do índice de circularidade. Todas as variáveis foram

previamente padronizadas para média 0 e variância igual a 1. Como proposto por Blanchet et al. (2008), inicialmente foi rodado um teste global incluindo todas as variáveis preditoras tendo como base o valor de P = 0,05 para selecionar quais variáveis seriam mantidas na análise seguinte. Como o teste global foi significativo (F12,19 = 1,82, P = 0,002), foi posteriormente aplicado a seleção de variáveis e calculado o $R^2$ ajustado.

*Partição de Variância* - Para decompor a fração da diversidade beta explicada por fatores ambientais, espaciais e distância das lagoas amostradas foi utilizada partição de variância baseada em análise de redundância (RDA) (Borcard et al. 1992, Peres-Neto et al. 2006). Para tanto, utilizou-se três matrizes explicativas: ambiental, espacial e de distância. As matrizes resposta utilizadas foram as matrizes de abundância de espécies nas amostras tanto da comunidade total de Odonata, quanto em separado para as subordens Anisoptera e Zygoptera, (Legendre & Gallagher 2001). A probabilidade para cada componente foi calculada por teste de permutação para modelos reduzidos dos RDAs.

Todas as análises foram realizadas com o uso do software livre R (R core team). O script base para as análises espaciais foi fornecido por Pedro Eisenlohr (Eisenlohr 2014) e o script para a confecção das figuras de distribuição de abundância em função dos gradientes ambientais foi fornecido por Cristian Dambros (http://www.uvm.edu/~cddambro/index.html).

**Resultados**

Coletamos 1.196 indivíduos de Odonata, pertencentes a 39 espécies, 19 gêneros e três famílias. Foram registradas 25 espécies, 13 gêneros e duas famílias pertencentes à Anisoptera e 14 espécies, 12 gêneros e apenas uma família pertencentes à Zygoptera (Tabela 1). Os gêneros mais abundantes foram *Ischnura* (443 indivíduos), *Homeoura* (230 indivíduos), *Erythrodiplax* (179 indivíduos) e *Telebasis* (114 indivíduos) (Figura 1). Alguns gêneros apresentaram baixa abundância (<5 indivíduos), entre eles estão *Tigriagrion*, *Planiplax*,

*Orthemis*, *Nephepeltia*, *Helveciagrion* e *Erythemis*. Dentre as espécies registradas, as mais abundantes foram *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876 (266 indivíduos), *Ischnura capreolus* (Hagen, 1861) (177 indivíduos), *Homeoura nepos* (Selys, 1876) (118) e *Erythrodiplax paraguayensis* (Förster, 1905) (115 indivíduos). *Erythemis attala* (Selys in Sagra, 1857), *Anax concolor* Brauer, 1865, *Erythrodiplax latimaculata* Ris, 1911, *Perithemis Laís* (Perty, 1834) *e Planiplax erythropyga* Ris, 1912 foram representadas por apenas um indivíduo e, por isso, foram removidas das analises. O rank de abundância de espécies da área de estudo apresentou curva semelhante á curvas de ambientes com alta diversidade, com muitas espécies abundantes e presença de espécies raras (Figura 2).

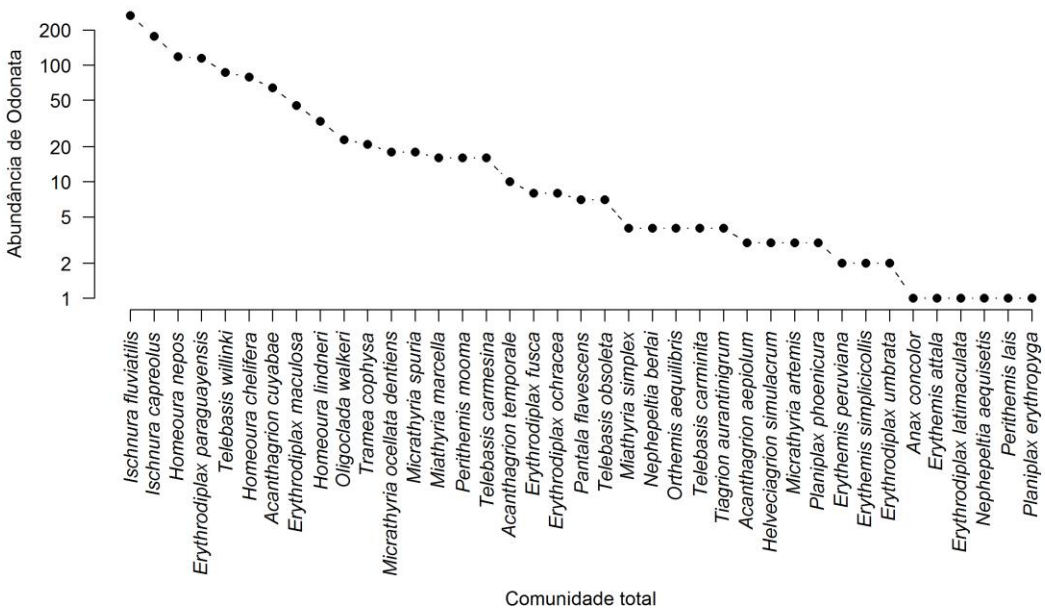


Figura 2. Curva de rank–abundância, que indica o ranking das diferentes espécies de Odonata em lagoas permanentes na planície de inundação do Alto Rio Paraná (MS).

Tabela 1. Lista de espécies registradas em lagoas permanentes na planície de inundação do Alto Rio Paraná, Mato Grosso do Sul, com sua respectiva abundância e frequência de ocorrência.

| **SUBORDEM**/Família/*Espécie* | **Abundância** | **Frequência de Ocorrência** |
|---|---|---|
| **Zygoptera** | | |
| Coenagrionidae | | |
| *Acanthagrion aepiolum* Tenessen, 2004 | 3 | 6,3 |
| *Acanthagrion cuyabae* Calvert, 1909 | 64 | 56,3 |
| *Acanthagrion temporale* Selys, 1876 | 10 | 18,8 |
| *Helveciagrion simulacrum* (Calvert, 1909) | 3 | 6,3 |
| *Homeoura chelifera* (Selys, 1876) | 79 | 53,1 |
| *Homeoura lindneri* (Ris, 1928) | 33 | 12,5 |
| *Homeoura nepos* (Selys, 1876) | 118 | 68,8 |
| *Ischnura capreolus* (Hagen, 1861) | 177 | 81,3 |
| *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876 | 266 | 68,8 |
| *Telebasis carmesina* Calvert, 1909 | 16 | 18,8 |
| *Telebasis carminita* Calvert, 1909 | 4 | 9,4 |
| *Telebasis obsoleta* (Selys, 1876) | 7 | 6,3 |
| *Telebasis willinki* Fraser, 1948 | 87 | 34,4 |
| *Tigriagrion aurantinigrum* Calvert, 1909 | 4 | 3,1 |
| **Anisoptera** | | |
| Aeshnidae | | |
| *Anax concolor* Brauer, 1865 | 1 | 3,1 |
| Libellulidae | | |
| *Erythemis attala* (Selys in Sagra, 1857) | 1 | 3,1 |
| *Erythemis peruviana* (Rambur, 1842) | 2 | 3,1 |
| *Erythemis simplicicollis* (Say, 1839) | 2 | 6,3 |

| | | |
|---|---|---|
| *Erythrodiplax fusca* (Rambur, 1842) | 8 | 6,3 |
| *Erythrodiplax latimaculata* Ris, 1911 | 1 | 3,1 |
| *Erythrodiplax maculosa* (Hagen, 1861) | 45 | 12,5 |
| *Erythrodiplax ochracea* (Burmeister, 1839) | 8 | 12,5 |
| *Erythrodiplax paraguayensis* (Förster, 1905) | 115 | 78,1 |
| *Erythrodiplax umbrata* (Linnaeus, 1758) | 2 | 3,1 |
| *Miathyria marcella* (Selys, 1857) | 16 | 25,0 |
| *Miathyria simplex* (Rambur, 1842) | 4 | 9,4 |
| *Micrathyria artemis cf.* Ris, 1911 | 3 | 3,1 |
| *Micrathyria ocellata dentiens* Calvert, 1909 | 18 | 15,6 |
| *Micrathyria spuria* (Selys, 1900) | 18 | 21,9 |
| *Nephepeltia aequisetis* Calvert, 1909 | 1 | 3,1 |
| *Nephepeltia berlai* Santos, 1950 | 4 | 6,3 |
| *Oligoclada walkeri* Geijskes, 1931 | 23 | 46,9 |
| *Orthemis aequilibris* Calvert, 1909 | 4 | 9,4 |
| *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) | 7 | 12,5 |
| *Perithemis laís* (Perty, 1834) | 1 | 3,1 |
| *Perithemis mooma* Kirby, 1889 | 16 | 18,8 |
| *Planiplax erythropyga* (Karsch, 1891) | 1 | 3,1 |
| *Planiplax phoenicura* Ris, 1912 | 3 | 6,3 |
| *Tramea cophysa* Hagen, 1867 | 21 | 28,1 |
| **Total** | **1196** | |

A seleção de variáveis espaciais resultou em três descritores espaciais com valores positivos, os quais foram utilizados nas análises posteriores de partição de variância (Tabela 2). Para os descritores ambientais, o processo de seleção resultou em quatro variáveis preditoras, sendo elas condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, temperatura e área (ha) (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados do processo de seleção forward de PCNMs que representam variação puramente espacial e de variáveis limnológicas preditoras da estrutura de comunidades de Odonata em lagoas permanentes na planície de inundação do Alto Rio Paraná (MS).

| **Variáveis espaciais** | $R^2$ | $R^2_{Adj}$ | F | P |
|---|---|---|---|---|
| PCNM1 | 0,39636 | 0,111 | 4,869 | 0,001 |
| PCNM2 | 0,247 | 0,166 | 1,862 | 0,037 |
| PCNM5 | 0,197 | 0,141 | 2,067 | 0,024 |
| **Variáveis ambientais** | $R^2$ | $R^2_{Adj}$ | F | P |
| Condutividade elétrica | 0,216 | 0,162 | 2,808 | 0,002 |
| Oxigênio dissolvido | 0,140 | 0,111 | 4,879 | 0,001 |
| Temperatura | 0,328 | 0,228 | 2,254 | 0,008 |
| Área (ha) | 0,272 | 0,194 | 2,149 | 0,015 |

A partição de variância demonstrou que a composição de odonatas é melhor explicada por processos relacionados às características ambientais ($F_{4,23}$ = 1,97, P = 0,002). Os componentes puramente espaciais ($F_{3,23}$ = 1,19, P = 0,229) e de distância ($F_{1,23}$ = 1,12, P = 0,307) não explicaram a variação da composição total de espécies. O componente puro ambiental explicou cerca de 10% da variação da composição de espécies, enquanto que processos puramente espaciais explicaram apenas 2% ($R^2_{adj}$=0,02) (Figura 3). As variáveis ambientais que melhor descreveram o padrão de distribuição da comunidade total de Odonata foram condutividade elétrica (Figura 4), oxigênio dissolvido o (Figura 5), temperatura da água (Figura 6) e área (ha) (Figura 7).

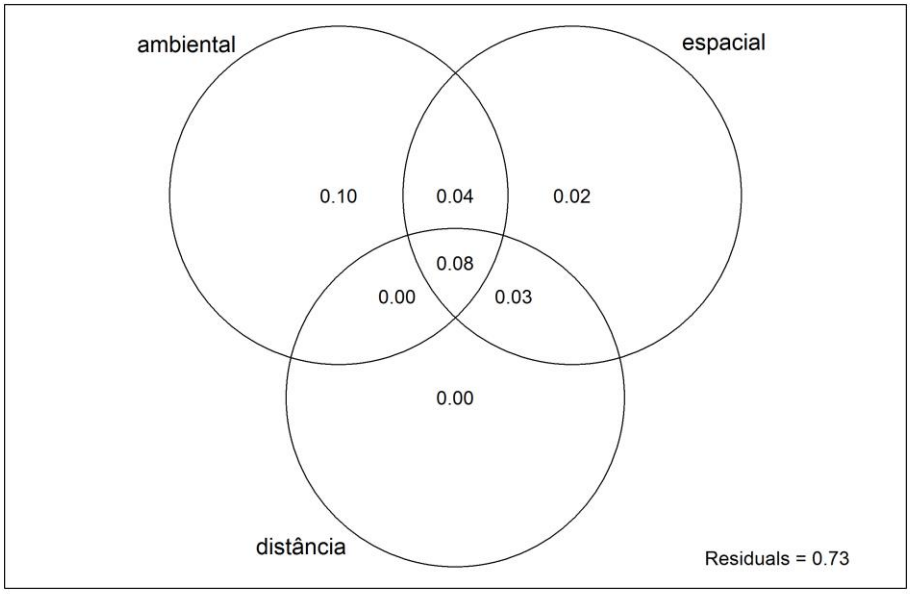


Figura 3. Diagrama de Venn representando a porcentagem de variação ($R^2_{Adj}$) na composição de espécies de Odonata explicada por variáveis ambientais, descritores espaciais, efeito da distância e efeitos compartilhados de fatores ambientais, espaciais e de distância.

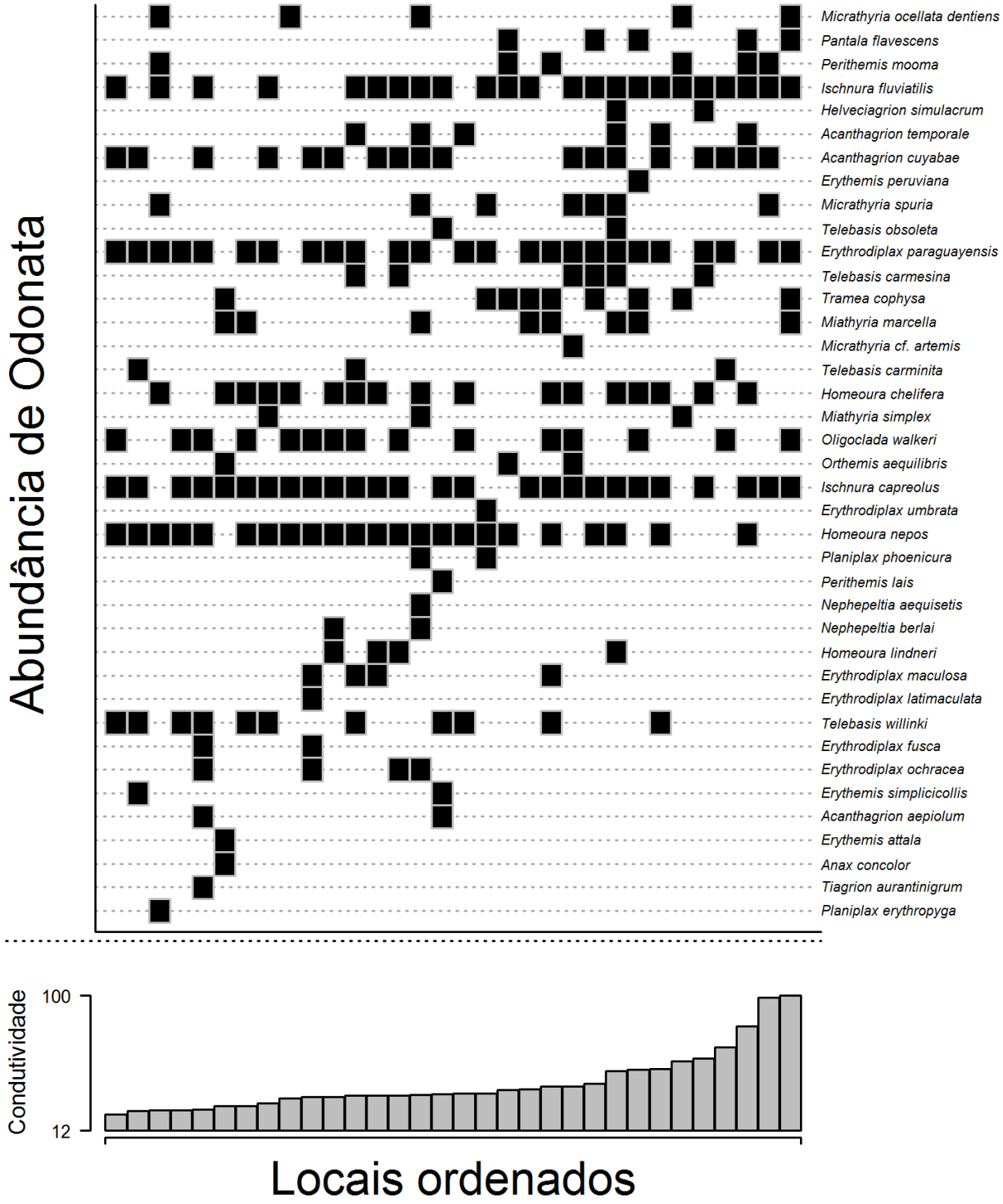


Figura 4. Distribuição da abundância de Odonata ao longo do gradiente de condutividade elétrica registrada em lagoas permanentes na planície de inundação do Alto Rio Paraná (MS).

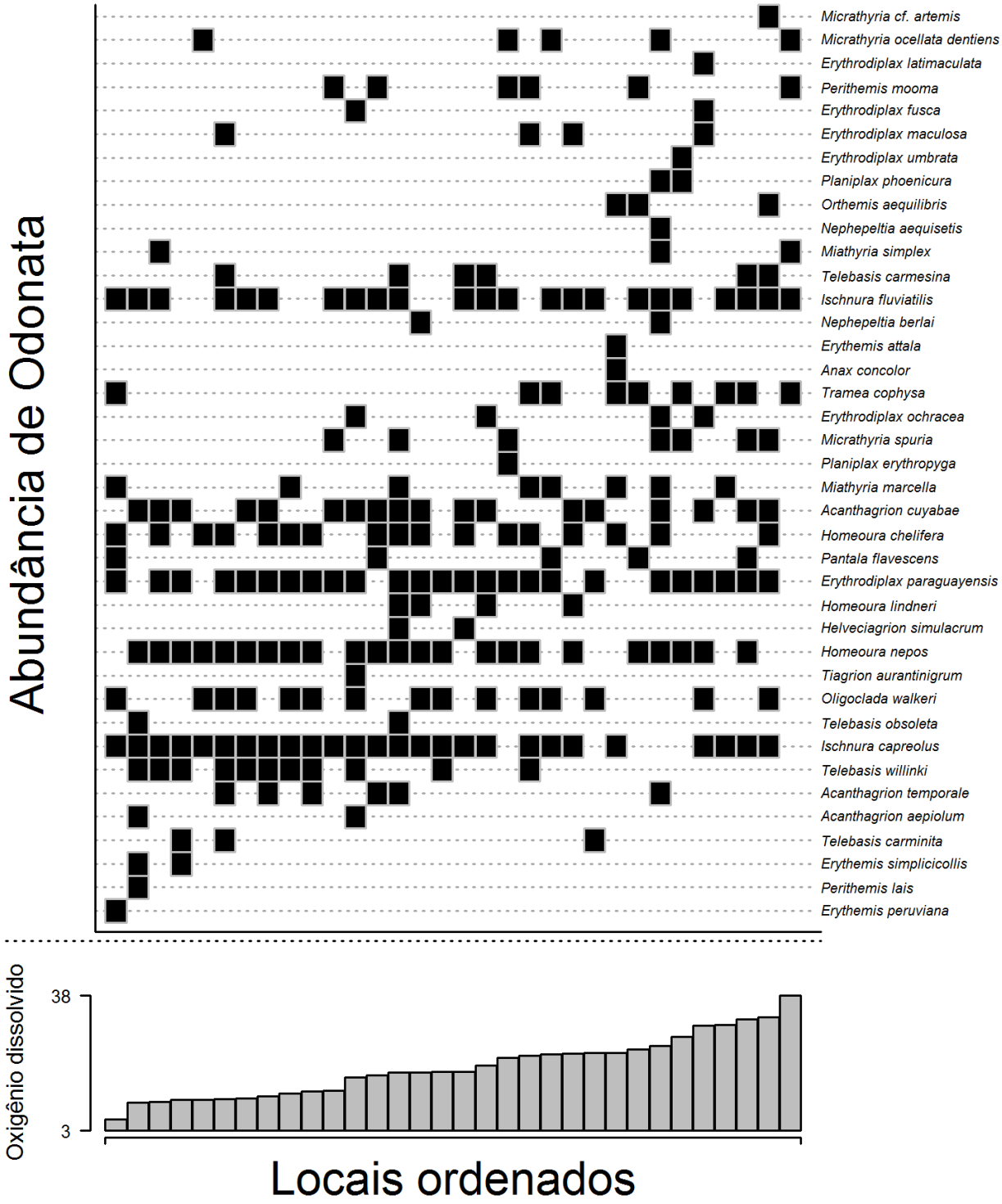


Figura 5. Distribuição da abundância de Odonata ao longo do gradiente de Oxigênio Dissolvido registrado em lagoas permanentes na planície de inundação do Alto Rio Paraná (MS).

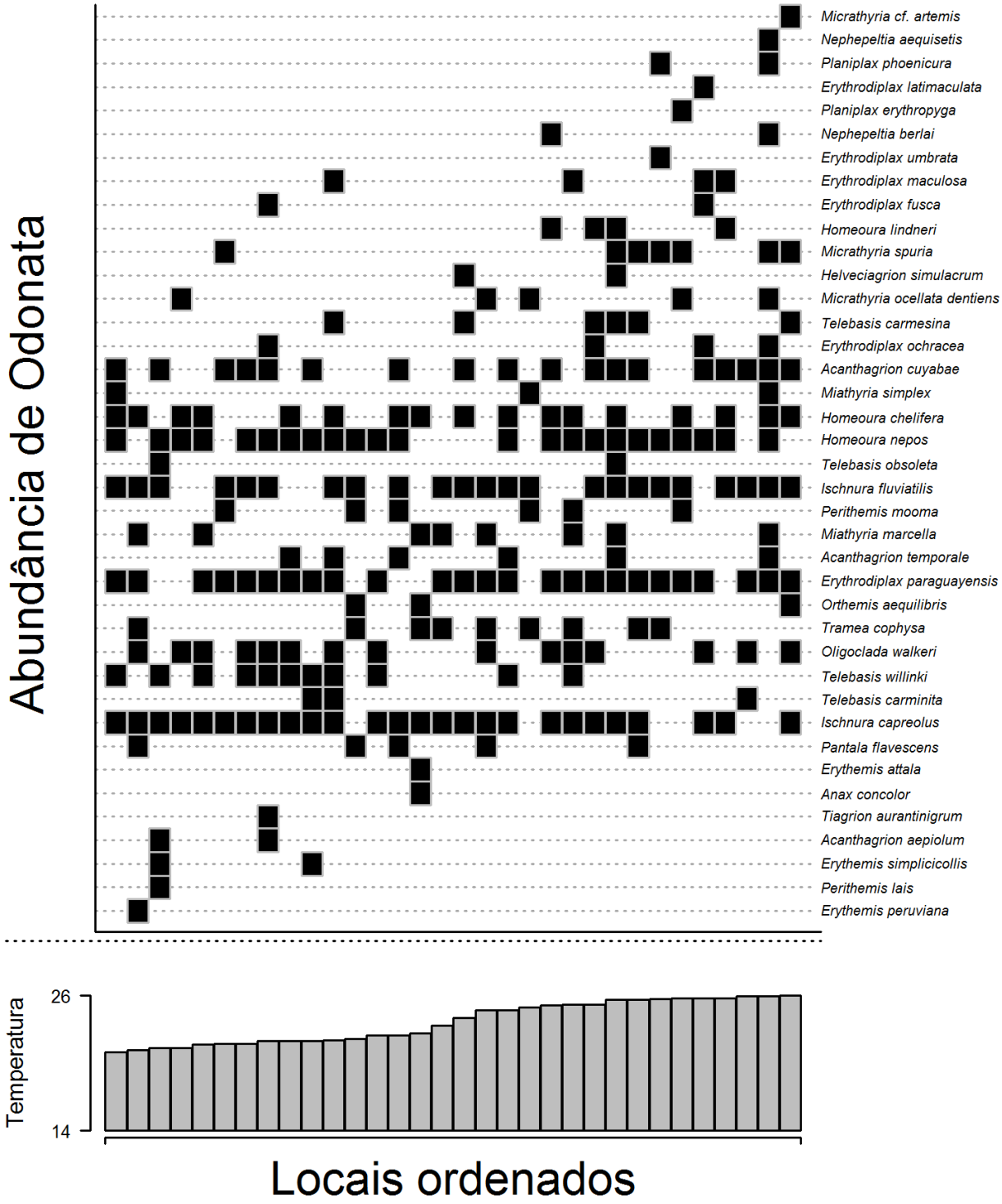


Figura 6. Distribuição da abundância de Odonata ao longo do gradiente de temperatura registrado em lagoas permanentes na planície de inundação do Alto Rio Paraná (MS).

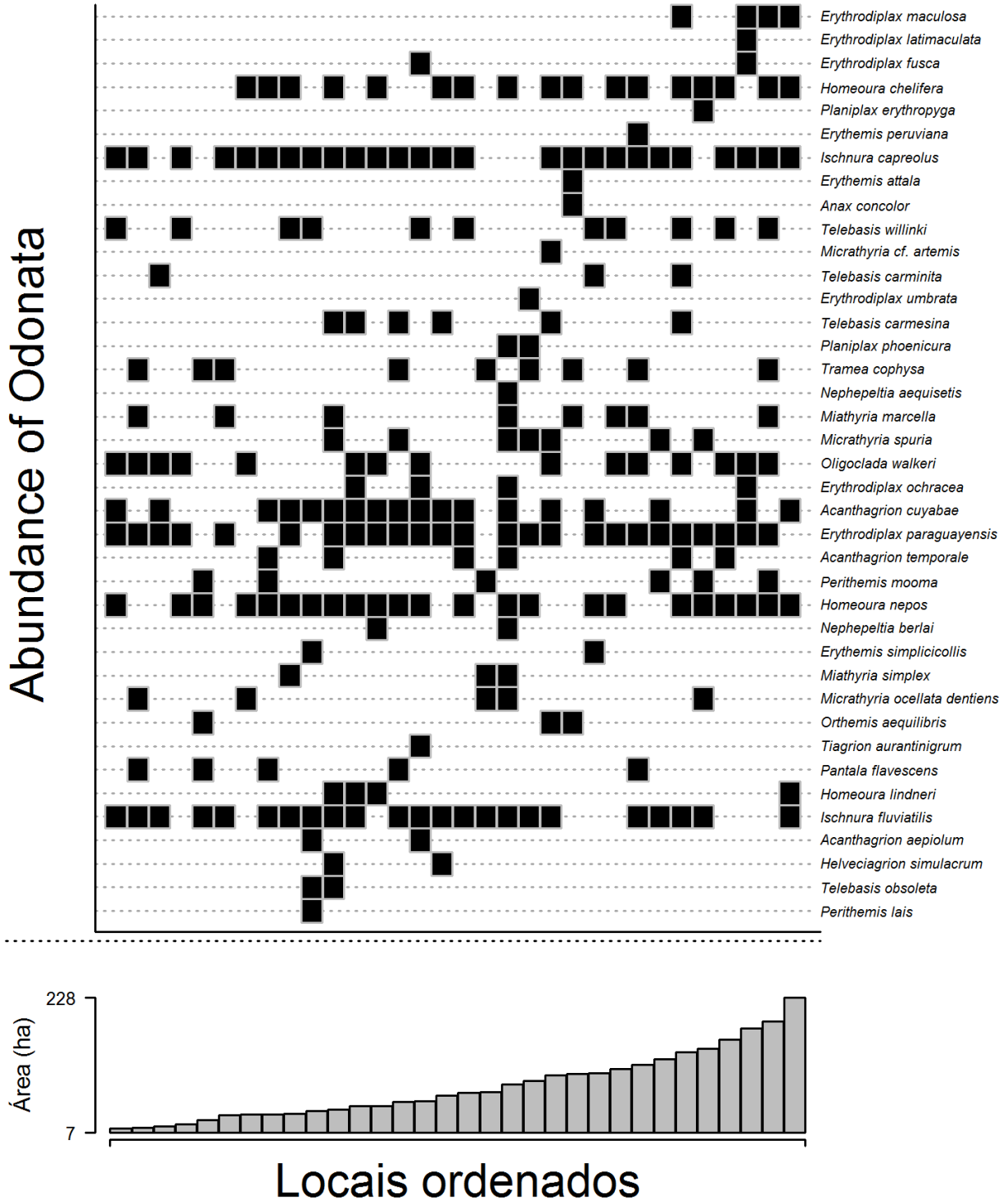


Figura 7. Distribuição da abundância de Odonata ao longo do gradiente de área das lagoas permanentes (ha) na planície de inundação do Alto Rio Paraná (MS).

Quando separados por ordens, os resultados são similares. Para a ordem Anisoptera a variação é explicada pelas características ambientais ($F_{4,23}$ = 1,93, P = 0,003). Os componentes

puramente espaciais ($F_{2,23}$ = 1,09, P = 0,345) e de distância ($F_{2,23}$ = 1,45, P = 0,105) não têm relação significativa com a variação da composição total de espécies. O componente puramente ambiental foi responsável por 11% da variação na composição de espéceis, enquanto que a variação causada por processos puramente espaciais foi de apenas 1% ($R^2_{adj}$=0,01) e de distância 3% ($R^2_{adj}$=0,03) (Figura 8). Para a ordem Zygoptera a variação também é explicada pelas características ambientais ($F_{4,25}$ = 2,76, P = 0,002). Os componentes puramente espaciais ($F_{1,25}$ = 0,53, P = 0,813) e de distância ($F_{1,25}$ = 1,80, P = 0,106) não têm relação com a variação da composição total de espécies. A partição de variância na composição total de espécies ocasionada pelo componente puramente ambiental representou cerca de 16% do total explicado ($R^2_{adj}$=0,16), enquanto que a variação causada por processos puramente relacionados à distância 2% ($R^2_{adj}$=0,02) (Figura 9).

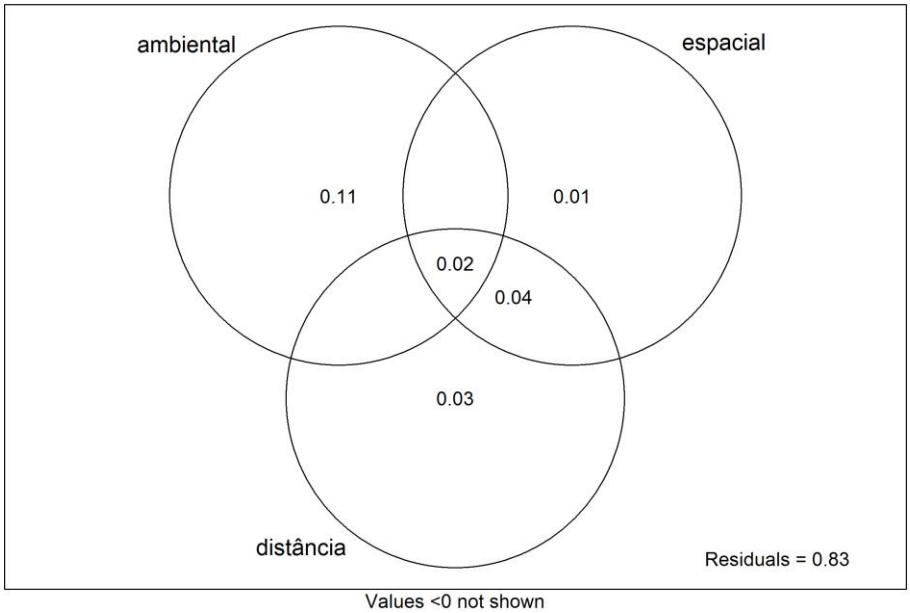


Figura 8. Diagrama de Venn representando a porcentagem de variação ($R^2_{Adj}$) na composição de espécies de Anisoptera explicada por variáveis ambientais, descritores espaciais, efeito da distância e efeitos compartilhados de fatores ambientais, espaciais e de distância.

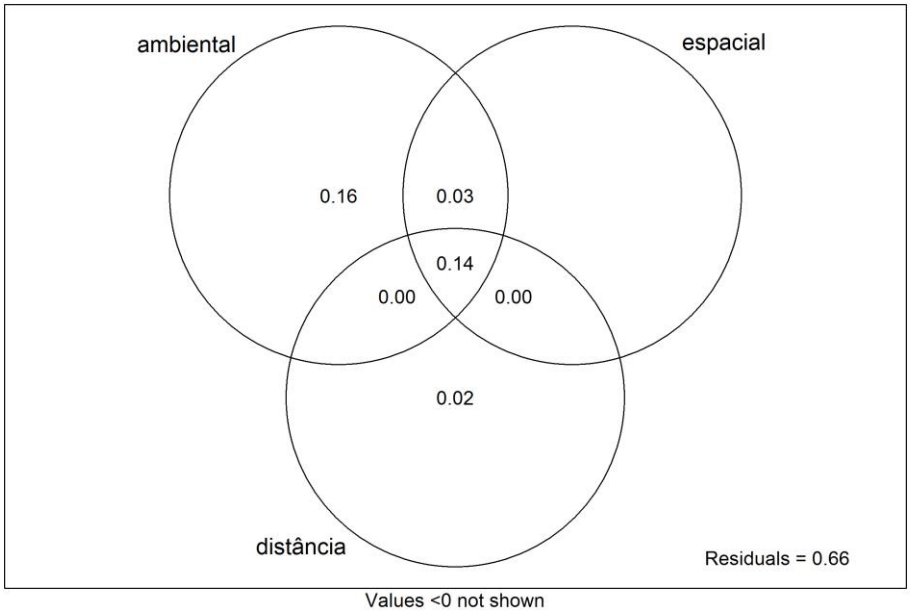


Figura 9. Diagrama de Venn representando a porcentagem de variação ($R^2_{Adj}$) na composição de espécies de Zygoptera explicada por variáveis ambientais, descritores espaciais, efeito da distância e efeitos compartilhados de fatores ambientais, espaciais e de distância.

**Discussão**

A teoria de metacomunidades pressupõe que as comunidades ecológicas são estruturadas através da contribuição de fatores ambientais e espaciais (Leibold et al. 2004). Contudo, nossos resultados apontam para um papel predominante da filtragem ambiental local na estruração da comunidade de Odonata em lagoas.

Esse resultado é comum a outros estudos com macroinvertebrados aquáticos onde a maior parte de variação na composição da comunidade foi explicada por fatores ambientais (Grönroos et al. 2013, Heino & Grönroos 2013, Florencio et al. 2014, Árva et al. 2015, Bertin et al. 2015, Campbell et al. 2015, Cauvy-Fraunié et al. 2015). Quatro variáveis ambientais

foram significativas, três variáveis limnológicas (condutividade elétrica, temperatura da água e oxigênio dissolvido) e o tamanho da lagoa.

Essas variáveis são comumente encontradas como bons preditores em macroinvertebrados de lagos e lagoas (Florencio et al. 2011, Johnson et al. 2013, Márquez & Kolasa 2013, Florencio et al. 2014, Ishiyama et al. 2014, Árva et al. 2015). Alterações na condutividade elétrica geralmente estão associadas a atividades humanas que geram impactos negativos sobre animais aquáticos (Hepp & Santos 2009). A concentração de oxigênio dissolvido é uma das variáveis ambientais que mais atuam sobre a abundância e diversidade dos macroinvertebrados (Int Panis et al. 1996, Rossaro et al. 2007), em odonatas, afeta o comportamento, o metabolismo e a sobrevivência das larvas (Corbet 1999). Tamanho da área reflete a capacidade do habitat, afetando tamanho da população através de dinâmicas de extinção de uma clássica perspectiva biogeográfica (MacArthur & Wilson 1967).

Variáveis ambientais mostraram maior poder de explicação, contudo não apresentaram um alto poder de explicação da composição das comunidades. Este fato pode estar relacionado aos pulsos de inundação que ocorrem na área de estudo, que atuariam como *reset* homogeneizando toda a biota.

Em nosso trabalho preditores espaciais não apresentaram relação significativa com a variação da composição total de espécies. Preditores espaciais são comumente encontrados como preditores de menor significância em relação aos ambientais para diversos grupos, entre eles macroinvertebrados aquáticos (Grönroos et al. 2013, Heino & Grönroos 2013, Florencio et al. 2014,). Contudo, são fundamentais para a compreensão de vários fenômenos ecológicos, inclusive a dispersão (Wiens 1989, Ng, Carr & Cottenie 2009, Heino & Peckarsky 2014, Heino et al. 2015). Sendo assim, esperam-se diferentes efeitos sobre a dispersão e estruturação da composição das comunidades em diferentes extensões espaciais, e estes efeitos estão relacionados principalmente com as habilidades de dispersão dos organismos

(Cottenie 2005, Heino 2011, Soininen 2012). O fato dos preditores espaciais não serem significativos em nosso estudo pode estar relacionado à proximidade entre as lagoas amostradas, uma vez que quanto maior a extensão espacial, maior o papel dos fatores geográficos relacionados com limitações de dispersão (Soininen et al. 2011). Assim, seus efeitos dependerão de características intrínsecas de cada ambiente.

Nossa hipótese de que as subordens responderiam de forma diferente as variáveis ambientais e espaciais não foi corroborada, uma vez que tanto a comunidade de zygopteras quanto de anisópteras foram explicadas pelas variáveis ambientais. Novamente as características do ambiente (proximidade das lagoas, várias lagoas pequenas servindo como stepping stones entre as grandes) devem, ao menos em parte, explicar esses resultados.

Considerando as quatro perspectivas da abordagem de metacomunidades, nossos resultados se enquadram na perspectiva "species sorting", comumente registrada para metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos, embora a força de limitação de dispersão pode aumentar com o aumento da escala espacial (Heino & Peckarsky 2014).

Em nosso trabalho observamos o papel predominante de filtros ambientais locais na estruturação da comunidade de Odonata em lagoas, os fatores espaciais não configuraram como fator explicativo da comunidade. Este resultado pode estar ligado ao fato de que a região de estudo configura uma área de várzea que passa por períodos de inundação, o que pode levar a uma homogeneização das comunidades. Sendo assim, a composição da comunidade de cada lagoa estaria mais relacionada com as diferenças na tolerância ambiental de cada espécie, uma vez que a dispersão não atuaria como fator limitante.

**Literatura citada**

Agostinho AA, Pelicice FM & Gomes LC. 2004. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. Brazilian Journal of Biology 68(4): 1119-1132.

Agostinho AA, Gomes LC, Bonecker CC & Thomaz SM. 2013. Padrões de Variação de Longo Prazo na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. In: PELD – CNPq : dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração do Brasil: achados, lições e perspectivas (Eds. Tabarelli M, Duarte da Rocha CF, Romanowski HP, Rocha O & Lacerda LD), Recife: Ed. Universitária da UFPE, 446 p.

Alonso D, Etienne RS & McKane AJ. 2006. The merits of neutral theory. Trends in Ecology and Evolution 21(8): 451-457.

Árva D, Tóth M, Horváth H, Nagy AS & Specziár A. 2015. The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. Hydrobiologia 742: 249–266.

Bertin A, Alvarez E, Gouin N, Gianoli E, Montecinos S, Lek S, Gascoin S & Lhermitte S. 2015. Effects of wind-driven spatial structure and environmental heterogeneity on high-altitude wetland macroinvertebrate assemblages with contrasting dispersal modes. Freshwater Biology 60: 297–310.

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

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

Borcard, D., P. Legendre., C. Avois-Jacquet. & H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. Ecology 85(7): 1826–1832.

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

Braun-Blanquet, J. 1979. Fitossociologia. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Ed. Blume. Madrid.

Brown, J.H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago. 284 pp.

Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58: 445–449.

Campbell, R.E., Winterbourn, M.J., Cochrane, T.A. & McIntosh, A.R. 2015. Flow-related disturbance creates a gradient of metacommunity types within stream networks. Landscape Ecology 30: 667–680.

Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Jacobsen & D., Dangles, O. 2015. Invertebrate Metacommunity Structure and Dynamics in an Andean Glacial Stream Network Facing Climate Change. PLoS One 10: e0136793.

Chave, J.M. 2004. Neutral theory and community ecology. Ecology Letters 7: 241-253.

Chase, J. M. & Myers, J. A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 366: 2351-2363.

Conrad, K. F. & G. Pritchard. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. Biological Journal of the Linnean Society 45: 255−269.

Corbet, P.S. 1999. Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata. New York: Comstock publishing associates.

Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. Ecology Letters 8: 1175–1182.

Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. & De Meester, L. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional versus local processes in highly interconnected ponds. Ecology 84: 991–1000.

De Marco Júnior P, Batista J.D. & Cabette, H.S.R. 2015. Community Assembly of Adult Odonates in Tropical Streams: An Ecophysiological Hypothesis. PLoS ONE 10(4): e0123023. doi:10.1371/journal. pone.0123023.

De Marco Júnior, P & Vianna D.M. 2005. Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil: subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. Lundiana 6: 13-26.

Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). Ecological Modelling, Ecological Modelling, 196: 483- 493.

Eisenlohr, P. V. 2014. Persisting challenges in multiple models: a note on commonly unnoticed issues regarding collinearity and spatial structure of ecological data. Brazilian Journal of Botany, 37(3): 365–371.

Florencio, M., Dıaz-Paniagua, C., Serrano, L & Bilton, D.T. 2011. Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. Oecologia 166: 469–483.

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

Göthe, E., Angeler, D.G. & Sandin, L. 2013. Metacommunity structure in a small boreal stream network. Journal of Animal Ecology 82: 449-458.

Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. Ecology Letters 9:399-409.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationship of the California thrasher. The Auk 34: 427– 33.

Grönroos, M., Heino J.M., Siqueira T., Landeiro V.L., Kotanen J. & Bini L.M. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type and regional environmental context. Ecology and Evolution 3: 4473–4487.

Heino J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. Freshwater Biology 56: 1703–1722.

Heino, J & Grönroos, M. 2013. Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities? Ecography 36: 926-936.

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

Heino J. & Peckarsky BL.2014. Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. Current Opinion in Insect Science 2:7–13.

Heiser, M & Schmitt, T. 2010. Do different dispersal capacities influence the biogeography of the western Palearctic dragonflies (Odonata)? — Biological Journal of the Linnean Society 99: 177-195.

Hepp, L.u & S. Santos. 2009. Benthic communities of streams related to different land uses in a hydrographic basin in southern Brazil. Environmental Monitoring and Assessment 157: 305-318.

Holt, R.D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In: Species Diversity in Ecological Communities (eds. Ricklefs, R. & Schluter, D.). University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 77–88.

Holyoak, M & C. Ray. 1999. A roadmap for metapopulation research. Ecology Letters 2:273–275.

Holyoak M., Liebold M. A. & Holt R. D. 2005. Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities. University of Chicago Press, Chicago.

Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, 375 pp.

Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? American Naturalist 104: 501-528.

Hutchinson, M.F. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology 22: 415–427.

Ishiyama, N., Akasaka, T. & Nakamura, F. 2014. Mobility-dependent response of aquatic animal species richness to a wetland network in an agricultural landscape. Aquatic Sciences 76: 467–449.

Int Panis, L., Goddeeris, B. & Verheyen, R.F. 1996. On the spatial distribution and respiratory environment of benthic macroinvertebrates in ponds. Hydrobiologia, 319(2): 131-136.

Johnson, P.T.J., Hoverman, J.T., McKenzie, V.J., Blaustein, A.R. & Richgels, K.L.D. 2013. Urbanization and wetland communities: applying metacommunity theory to understand the local and landscape effects. Journal of Applied Ecology 50: 34–42.

Juen, L & De Marco Jr P. 2012. Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeo graphical patterns. Biodiversity and Conservation (21): 3507-3521.

Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. Ecology Letters 7: 69-80.

Kolasa, J & T.N. Romanuk. 2005. Assembly of unequals in the unequal world of a rock pool metacommunity. In (M. Holyoak, M. A. Leibold and R. D. Holt), Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. University of Chicago Press.

Koroleff. Determination of nutrients. In: Grasshoff, K. (ed). Methods of sea water analysis. Verlag Chemie Weinhein, 1976, p. 117- 181.

Garrison, R.W.; Ellenrieder, N.V. & Louton, J. A. 2006. Dragonfly Genera of the New World: An Illustrated and Annotated Key to the Anisoptera. The Johns Hopkins University Press, 368 p. Heckman, C. W. 2006. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Zygoptera. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America. Springer, 694 p.

Heckman, C. W. 2008. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Anisoptera. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America. Springer, 725 p.

Lencioni, F. A. A. 2005. Damselflies of Brazil: An Illustrated Identification Guide – 1 – Non-Coenagrionidae Families. 1ª Edição, São Paulo, All Print Editora, 324 p.

Lencioni, F. A. A. 2006. Damselflies of Brazil: An Illustrated Identification Guide – 2 – Coenagrionidae Families. 1ª Edição, São Paulo, All Print Editora, 330 p.

Legendre, P & Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129: 271–280.

Leibold, M.A. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. Evolutionary Ecology 12: 95–110.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chaseet, J. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7: 601-613.

Leibold, M.A & McPeek, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspective in community ecology. Ecology 87: 1399-1410.

Macarthur, R.H & Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a partchy environment. Proceedings of National Academy of Sciences 51: 1207-1210.

MacArthur, R.H & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Mackereth, J.F.H., Heron, J. & Talling, J. F. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Freshwater Biological Association (36): 121.

Márquez, J.C. & Kolasa, J. 2013. Local and regional processes in community assembly. PLoS One 8: e54580.

May M.L. 1976. Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). Ecological Monographs 46(1): 1-32.

Mendes, T. P., Cabette, H. S. R. & Juen, L. 2015.Setting boundaries: Environmental and spatial effects on Odonata larvae distribution (Insecta). Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, v. 87, n. 1, p. 239-248. Zoology 105: 355–365.

Mouquet, N & Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. American Naturalist 159: 420–426.

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

Ng I.S.Y., Carr C & Cottenie K. 2009. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. Hydrobiologia 619: 133–143.

Oliveira, M. L. R, Soares, C. P. B., Souza, A. L. & Leite, H. G. 2005. Equações de volume de povoamento para fragmentos florestais naturais do município de Viçosa, Minas Gerais. Revista Árvore, Viçosa 29 (2): 213-225.

Oliveira, H., Urchei, M.A. & Fietz, C.R. 2000. Aspectos físicos e socioeconômicos da bacia hidrográfica do rio Ivinhema. Embrapa Agropecuária Oeste - Documentos, Dourados

Peres-Neto P.R. 2006. A unified strategy for estimating and controlling spatial, temporal and phylogenetic autocorrelation in ecological models. Oecologia Australis 10:105-119.

R Development Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

Ricklefs, R.E & Schluter, D. 1993. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, Chicago, 414 pp.

Romanuk, T.N & J. Kolasa, 2005. Resource limitation, biodiversity, and competitive effects interact to determine the invasibility of rock pool microcosms. Biological Invasions 7 (4):711–722.

Rossaro, B., Marziali, L., Cardoso, A.C., Solimini, A., Free, G & Giacchini, R. 2007. A biotic index using benthic macroinvertebrates for Italian lakes. Ecological Indicators, 7: 412–429.

Shmida, A & Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography 12: 1–20.

Soininen J. 2012. Macroecology of unicellular organisms – patterns and processes. Environmental Microbiology Reports 4: 10–22.

Soininen, J., Korhonen, J. J., Karhu, J. & Vetterli, A. 2011. Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. Limnology and Oceanography 56: 508–520.

Souza Filho, E. E. 2009. Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. Brazilian Journal of Biology 69: 707-716.

Valderrama J.C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorous in natural waters. Marine chemistry 10:109-222.

Wiens, J.A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. Functional Ecology 3: 385-397.

Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. Ecology 73: 1984-2000.

Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia 130: 1-14.