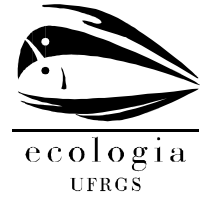




**Universidade Federal do Rio Grande do Sul**  
**Instituto de Biociências**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**



Dissertação de mestrado

*Partição Aditiva da diversidade de Nematoda em lagoas*

*costeiras: componentes espaciais e ambientais*

Pâmela Ziliotto Sant'Anna Flach

Porto Alegre, abril de 2009

**Universidade Federal do Rio Grande do Sul**  
**Instituto de Biociências**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

Dissertação de mestrado

*Partição aditiva da diversidade de Nematoda em lagoas  
costeiras: componentes espaciais e ambientais*

**Pâmela Ziliotto Sant'Anna Flach**

Orientadora: Prof. Dr. Adriano Sanches Melo

Co-orientadora: Profa. Dra. Carla Penna Ozorio

Dissertação apresentada como pré-requisito para a  
obtenção do título de Mestre em Ciências – ênfase em  
Ecologia.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado (USP)

Prof. Dr. David da Motta Marques (UFRGS)

Prof. Dr. Valerio de Patta Pillar (UFRGS)

Porto Alegre, abril de 2009

*“Fino qui l’Eterno ci ha soccorso”*

## AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho não teria sido possível se não fosse a *riqueza* da infinita graça de Deus.

Agradeço à minha família, por todo suporte e incentivo e por acreditarem em mim sempre. *Exposta* a novos desafios, contar com vocês me faz sentir *protegida*!

Agradeço aos meus orientadores, Adriano e Carla, pois ambos foram importantes e necessários, contribuindo com entusiasmo com discussões, sugestões, críticas e ensinamentos *altamente significativos*.

Marcelo, Oswaldo e Carla, obrigada pela ajuda no campo!

Fernanda, Talita e Lili, obrigada por toda a ajuda na triagem e identificação dos organismos!

Luiz, Fabi Schneck, Fabi Barbosa e Sol, com quem compartilhei o *espaço*, obrigada pela companhia e convivência quase que diária!

Camila, amiga somada ao longo do mestrado, com quem pude dividir uma *diversidade* de dúvidas e expectativas, obrigada!

Aos demais colegas e professores do PPG-Ecologia, pela *partição aditiva* do conhecimento e por proporcionarem um *ambiente* de discussão construtiva durante as aulas, obrigada!

Por fim, agradeço à Silvana, sempre solícita, aos demais funcionários do PPG-Ecologia e ao CNPq pela bolsa concedida.

## SUMÁRIO

<b>Resumo</b>	<b>vi</b>
<b>Abstract</b>	<b>viii</b>
<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<i>Partição da Diversidade</i>	<b>3</b>
<i>Diversidade e Tamanho do Corpo</i>	<b>4</b>
<i>Diversidade da Nematofauna</i>	<b>7</b>
<b>Objetivos</b>	<b>9</b>
<b>Material e Método</b>	<b>9</b>
<i>Área de Estudo</i>	<b>9</b>
<i>Delineamento Amostral</i>	<b>12</b>
<i>Coletas e Processamento das Amostras</i>	<b>13</b>
<i>Análises Estatísticas</i>	<b>15</b>
Padrões Gerais da Assembléia	<b>15</b>
Partição Aditiva da Diversidade	<b>17</b>
Explicação da Diversidade Beta	<b>19</b>
<b>Resultados</b>	<b>21</b>
<b>Discussão</b>	<b>27</b>
<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>34</b>

## **RESUMO**

### **Partição aditiva da diversidade de Nematoda em lagoas costeiras: componentes espaciais e ambientais**

A partição aditiva da diversidade tem recebido cada vez mais atenção dos ecólogos, sendo utilizada como uma abordagem para fracionar a diversidade ao longo de múltiplas escalas. A abordagem permite ainda testar se a diversidade em cada uma das escalas é maior ou menor do que o esperado segundo uma distribuição de indivíduos ao acaso nas unidades amostrais. Este trabalho avalia a diversidade alfa e beta de nematódeos em cinco escalas espaciais (de cm a km). A importância de componentes ambientais e geográficos (dentro de lagoas e entre lagoas) na diversidade desses organismos também é estimada. Como medida de diversidade utilizou-se a riqueza de morfotipos. Através de dados da literatura, comparou-se a diversidade de Nematoda com os padrões de diversidade descritos para organismos unicelulares de mesmo tamanho (menores de 2 mm). A expectativa era que a assembléia de nematódeos apresentasse uma alta diversidade alfa nas escalas espaciais inferiores, como ocorre para protistas, e valores baixos para diversidade beta, uma vez que a variação na composição da nematofauna refletiria principalmente mudanças nas características ambientais. Foram registrados 13.358 indivíduos e 59 morfoespécies de nematódeos. A partição aditiva da diversidade revelou que a importância da diversidade beta nas escalas maiores (dentro e entre ambientes e entre lagoas) foi maior que o esperado. Através da Análise de Correspondência Canônica Parcial (pCCA), verificou-se que componentes ambientais explicaram 26,95% da variação na composição da nematofauna, enquanto componentes espaciais explicaram 9,93%. Os resultados indicam que nematódeos, ao contrário dos protistas, apresentaram uma baixa riqueza de espécies local (diversidade alfa), apesar de sua alta diversidade de espécies global. Além do mais, parece haver uma seleção de

habitat por parte da nematofauna, o que é normalmente verificado para organismos multicelulares e de maior tamanho.

**Palavras – chave:** diversidade beta, riqueza de espécies, variação ambiental e espacial, nematódeos de água doce.

## **ABSTRACT**

### **Additive partitioning of Nematoda diversity in coastal lakes: spatial and environmental components**

Additive diversity partitioning has received increasing attention of ecologists as a tool to apportioning the diversity across multiple scales and test whether each scale harbors more or less diversity than what would be expected by the random assignment of individuals to sample units. This study assessed alpha and beta diversities of nematodes in five spatial scales (from cm to km). The importance of environmental and spatial determinants of variation in nematodes composition (within and between lakes) was also evaluated. Morphospecies richness was used as a metric to estimate diversity. Using available literature data, observed Nematoda diversity was compared to patterns of diversity described to unicellular organisms with the same size (smaller than 2 mm). It was expected that a high alpha diversity in the lowest spatial scales, as described to protist species, and low beta diversity. Additionally, environmental differences between sites should explain higher variation in Nematoda composition than geographical distance. A total of 13,358 individuals belonging to 59 morphospecies were obtained. Additive partitioning showed that the importance of beta diversity at the higher scales was higher than expected. Using partial Canonical Correspondence Analysis (pCCA), it was found that environmental components (26.95%) explained more variation in community structure than spatial components (9.93%). In relation to known patterns of diversity of protists, local species richness (alpha diversity) of nematodes was low compared to their relative high worldwide richness. Moreover, nematodes tend to shown stronger habitat associations than protists, as usually observed for large multicellular organisms.



**Keywords:** beta diversity, species richness, spatial and environmental variation, freshwater nematodes.

## INTRODUÇÃO

Acredita-se que o termo “diversidade biológica” tenha sido primeiramente utilizado na década de 80, sendo definido por Lovejoy (1980) como número de espécies presente em um determinado ambiente (Izsák & Papp, 2000). Desde então, com a preocupação crescente quanto à temática ambiental, o termo tem sido frequentemente empregado por biólogos, ambientalistas, políticos e cidadãos, que lhe atribuem os mais variados significados. A definição de diversidade biológica adotada por Magurran (2004) refere-se à variedade e abundância de espécies em uma unidade de estudo definida. Neste trabalho este é o significado que será atribuído à palavra *diversidade*. Conhecer a diversidade de espécies em um determinado local é de suma importância para compreendermos a natureza e, por extensão, otimizarmos o gerenciamento de determinadas áreas em relação a sua exploração, a conservação de recursos naturais ou a recuperação de ecossistemas (Melo, 2008).

A maneira mais antiga e fundamental de quantificar a diversidade é através da riqueza de espécies, que consiste no número de espécies registrado para uma comunidade ou área de interesse (Peet, 1974). Apesar de ser amplamente empregada como uma medida de diversidade, a riqueza de espécies total de uma área é quase impossível de ser determinada, pois para tal deveríamos identificar todos os indivíduos de todos os taxa. Além disso, devemos considerar que as comunidades não são unidades fechadas, mas sim abertas à entrada e saída de organismos migrantes (Melo, 2008). Isso nos conduz a uma outra questão, a de que a riqueza de espécies está intimamente associada ao tamanho ou esforço amostral, pois quanto maior a amostra, maior o número de espécies esperado (Peet, 1974).

Em um passado recente, outras medidas de diversidade tem sido empregadas além do número de espécies presente em uma determinada área. A riqueza de espécies

pode ser combinada com outros atributos da comunidade, como a equabilidade, através de índices de diversidade como uma maneira alternativa de medir e expressar a diversidade. Os índices de diversidade mais tradicionais associam esses dois atributos, fornecendo informações sobre a variabilidade nas abundâncias das espécies, ou seja, como os indivíduos estão distribuídos entre as espécies. Para duas comunidades com mesmo valor de riqueza de espécies, àquela que apresentar maior equabilidade corresponderá um índice de diversidade de maior valor. Neste caso, quanto menor for a variabilidade nas abundâncias das espécies, mais alto será o índice de diversidade.

Talvez o mais popular dos índices de diversidade seja o índice de Informação Shannon-Wiener, que pressupõe que os indivíduos são amostrados aleatoriamente em uma comunidade infinitamente grande e que todas as espécies estão representadas na amostra (Magurran, 2004). O índice de Shannon é calculado pela seguinte equação:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

onde  $p_i$  é a proporção dos indivíduos da espécie  $i$ . Outro índice tradicionalmente empregado para medir a diversidade biológica é o índice de Simpson, que nos fornece a probabilidade de dois indivíduos tomados aleatoriamente de uma comunidade pertencerem à mesma espécie (Magurran, 2004):

$$D = \sum p_i^2$$

É importante ressaltar que ambos os índices não levam em conta as relações diferenças morfológicas, funcionais ou estruturais entre as espécies (Izsák & Papp, 2000). Além disso, por se tratarem de métricas que atribuem diferentes pesos à riqueza de espécies e à equabilidade, os índices de Shannon e de Simpson apresentam tanto vantagens quanto desvantagem com relação à sua utilização (Melo, 2008). A principal vantagem desses índices de diversidade é o fato de serem relativamente independentes do esforço

amostral, ao contrário da riqueza de espécies, permitindo comparações diretas entre comunidades com diferentes tamanhos amostrais (Melo, 2008).

### *Partição da Diversidade*

Os ecólogos reconhecem que as espécies formam agrupamentos característicos que nós denominamos de comunidades, ou, quando nos referimos a um subconjunto de um táxon específico, taxocenoses (Magurran, 2004). As espécies, organizadas em comunidades, também estão associadas com localidades geográficas específicas, que por sua vez reúnem características ambientais que permitem que determinado conjunto de espécies possa ali se estabelecer e permanecer. Assim, variações em tais características permitirão que outras espécies possam se agrupar, ocasionando diferentes composições de comunidades, que conseqüentemente apresentarão diferentes valores de abundância e riqueza de espécies.

A descrição e explicação de padrões de diversidade de espécies em relação a gradientes ambientais e geográficos é um tópico de grande interesse para a Ecologia. Whittaker (1960) foi um dos primeiros pesquisadores a reconhecer a relação entre a diversidade e a escala espacial, propondo o conceito de partição da diversidade em componentes alfa, beta e gama. De acordo com Whittaker (1960) a diversidade alfa corresponde a diversidade em um determinado local ou à variância na identidade das espécies dos indivíduos observados em um dado local. A variação na composição de espécies entre dois locais dentro de uma mesma região é definida como diversidade beta. Por fim, a diversidade gama é aquela que compreende toda a região geográfica de interesse. Posteriormente, MacArthur (1965) equiparou a diversidade *dentro* de habitats à diversidade alfa de Whittaker e a diversidade *entre* habitats à diversidade beta.

Apesar dessa terminologia proposta por Whittaker continuar sendo amplamente discutida e empregada na literatura ecológica, são recentes os trabalhos que têm abordado a estrutura conceitual dos componentes da diversidade na tentativa de determinar como a diversidade é gerada em relação à escala espacial (Gering *et al.*, 2003). Isso porque inicialmente Whittaker propôs uma relação multiplicativa entre os três componentes, na qual a diversidade regional ou gama seria obtida pela multiplicação dos componentes alfa e beta. No entanto, essa relação multiplicativa possui uma desvantagem, pois nela não eram atribuídos pesos de maneira equitativa aos componentes da diversidade quando os mesmos eram repartidos através de mais de uma escala espacial (Lande, 1996). Porém, uma relação aditiva entre os componentes da diversidade permite calcular a contribuição relativa de alfa e beta nas diferentes escalas geográficas estudadas (Allan, 1975; Lande, 1996). Na partição aditiva da diversidade, a diversidade total de espécies em uma região (gama) pode ser fracionada em componentes aditivos representando a diversidade *dentro* de comunidades (alfa) e *entre* comunidades (beta). Nesta partição a diversidade pode ser medida através da riqueza de espécies ou de índices de diversidade, como o de Shannon ou Simpson. Através da partição aditiva a diversidade pode ser fracionada ao longo de múltiplas escalas de tal maneira que a diversidade total (gama) em cada unidade em uma dada escala espacial se torna a diversidade dentro de habitats (alfa) na próxima escala superior. A partir disso, a diversidade total em uma escala é composta pela soma das diversidades alfa e beta da escala inferior.

#### *Diversidade e Tamanho do Corpo*

A utilização da partição aditiva tem se tornado cada vez mais frequente no estudo de padrões de diversidade no espaço, especialmente em ambientes aquáticos, relacionando

essas comunidades a gradientes ambientais e a escala espacial (Stendera & Johnson, 2005; Erös 2007; Pegg & Taylor, 2007; Hof *et al.*, 2008; Schmera & Erös, 2008; Ligeiro *et al.*). Ocorre que a maioria desses trabalhos considera principalmente organismos maiores que 2 mm. Diferenças entre os padrões de distribuição, composição e diversidade muitas vezes podem estar relacionados ao tamanho do corpo dos organismos de estudo. Isso porque o planeta é um local muito diferente para pequenos e grandes organismos, na medida em que eles percebem e interagem com o meio ao seu redor em escalas às vezes muito diferentes (Heino & Soininen, 2006).

A porcentagem de espécies cosmopolitas encontradas em um dado local é muito maior para organismos pequenos do que para grandes, que freqüentemente apresentam endemismos. Fenchel (1993) e Finlay *et al.* (1996) sugerem que os organismos microscópicos tendem a ter uma distribuição cosmopolita, apresentando uma diversidade alfa comparativamente alta em relação à diversidade global. O estudo de Fenchel *et al.* (1997), com protozoários ciliados, corrobora essa tendência, afirmando que no que se refere a esses organismos, tudo está em todos locais (*everything is everywhere*).

Explorando esse mundo da fauna microscópica também encontramos uma particularidade na abundância dos indivíduos em relação ao que geralmente se observa para animais grandes (> 2 mm). Os organismos pequenos apresentam vastas populações, as quais são rapidamente dispersas, sendo as extinções locais improváveis e a especiação alopátrica um evento raro (Fenchel, 1993; Finlay *et al.*, 1996). Assim, mesmo que haja um declínio nas populações, isso raramente levará à extinção da população, que inicialmente era muito grande. Sempre haverá um grupo de indivíduos que pode não prosperar ou não se multiplicar em um dado momento ou local, mas que vai sobreviver tempo suficiente para migrar para um local adequado onde possa

permanecer (Fenchel & Finlay, 2004). É importante destacar também o fato de os organismos microscópicos, principalmente unicelulares, raramente encontrarem restrições à sua dispersão, inclusive em escalas globais, o que não é comum para a maioria dos organismos multicelulares (Heino & Soininen, 2006).

Padrões zoogeográficos são comumente registrados para animais de grande porte, como mamíferos e aves. Para esta fauna, a riqueza de espécies tende a ser maior em zonas mais próximas dos trópicos. Porém, o efeito do gradiente latitudinal de diversidade diminui com a redução do tamanho do corpo e quase desaparece para protistas (Fenchel, 1978; Hillebrand & Azovsky, 2001). No entanto, as causas do gradiente latitudinal de diversidade ainda estão sendo discutidas e sua ausência para organismos menores tem sido questionada. De acordo com Fenchel & Finlay (2004), comunidades de organismos pequenos podem exibir algum padrão geográfico de variação, mas que é mascarado por restrições na identificação. Adicionalmente, os autores argumentam que organismos microscópicos diferem no seu grau de especialização, sendo, em certa medida, limitados a determinados tipos de habitats.

Quando comparamos assembléias de espécies em habitats semelhantes, assembléias vizinhas tendem a ser mais semelhante do que aquelas distantes, com similaridade na composição de espécies geralmente negativamente relacionada à distância geográfica (Bell, 2003). Todavia, a importância das condições ambientais e da distância geográfica possivelmente varia em função do tamanho do corpo dos organismos. A correlação entre composição de espécies e a distância geográfica tende a ser mais fraca para taxa microscópicos unicelulares do que para multicelulares de maior tamanho (Hillebrand *et al.*, 2001). Organismos microscópicos seriam menos suscetíveis a variações nas características do ambiente em relação aos macroscópicos. Deste modo, em se tratando da fauna unicelular, as espécies encontradas em um determinado local

não são uma função de fatores históricos ou de restrições à dispersão, mas de propriedades do habitat (Fenchel & Finlay, 2004). Como consequência, habitats similares tendem a apresentar assembléias de espécies de animais microscópicos muito semelhantes, independente da localização geográfica (Hillebrand *et al.*, 2001).

Quanto aos componentes de diversidade, a expectativa para organismos menores que 2 mm é que se encontre sempre uma riqueza de espécies local alta comparada a uma baixa riqueza de espécies global, com diferenças entre áreas devidas somente à heterogeneidade de habitat (Fontaneto *et al.*, 2006). Assim, diferenças na composição de espécies entre amostras (diversidade beta) parecem ser devido a diferenças de habitat e preferências das espécies e não a restrições geográficas à dispersão (Fenchel & Finlay, 2004; Fontaneto *et al.*, 2006).

#### *Diversidade da Nematofauna*

Os nematódeos constituem o grupo de metazoários mais abundante e diverso presente nos sedimentos aquáticos (Eyuaem-Abebe *et al.*, 2008). Eles são os organismos mais relevantes da chamada meiofauna, um importante componente do bentos, onde dominam em abundância e biomassa tanto em habitats marinhos quanto em habitats de água doce (Higgins & Thiel, 1988). Além disso, sedimentos de todos os tipos abrigam um alto número e variedade de espécies de nematódeos, que geralmente constituem de 90 a 95% dos indivíduos (Giere, 1993).

Nos sedimentos, as espécies de Nematoda são geralmente muito pequenas, variando entre 0,2 e 2 mm de comprimento do corpo (Eyuaem-Abebe *et al.*, 2008). Assim, nematódeos e muitos organismos unicelulares apresentam semelhanças no seu tamanho, sendo que ambos podem ocupar o ambiente aquático bentônico intersticial (Linhart *et al.*, 2002). Além do tamanho e do habitat, outras semelhanças são verificadas



entre nematódeos e protistas. Ambos apresentam uma grande capacidade de dispersão que lhes permite aumentar suas populações rapidamente (Ricci, 2001) e são capazes de resistir à seca ou ao congelamento através de estágio de dormência completa, os quais também representam propágulos de dispersão (Cáceres, 1997). Apesar disso, se desconhece se devido seu tamanho reduzido os nematódeos compartilham os mesmos padrões de diversidade dos protistas ou se sua distribuição é mais similar a dos demais organismos multicelulares e de tamanhos maiores (Fontaneto *et al.*, 2006).

Os habitats bentônicos são compostos por uma superfície exposta ao movimento da água, que pode afetar suas características físicas e bióticas, bem como os processos do ecossistema (Covich *et al.*, 2004). A hidrodinâmica nos ambientes aquáticos afeta o tipo e o tamanho dos grãos do substrato dos habitats bentônicos, a configuração espacial de microhabitats, a distribuição de recursos e a estrutura das comunidades bióticas, incluindo a riqueza de espécies (Austen *et al.*, 2002). Juntamente com a hidrodinâmica e a granulometria do sedimento, a concentração de matéria orgânica e oxigênio constituem os principais fatores que podem influenciar a abundância e a diversidade da nematofauna (Traunspurger, 2000). A variação nesses fatores pode determinar a formação de microhabitats dentro de lagoas, o que por sua vez pode modificar os padrões de diversidade da assembléia de nematódeos. Além disso, os mecanismos que determinam a diversidade de espécies também podem variar espacialmente, uma vez que tanto processos locais quanto regionais são importantes na estruturação de comunidades (Ricklefs, 1987).

Nesse contexto, os lagos e lagoas possibilitam uma ótima oportunidade para avaliação dos efeitos de habitat e escala espacial sobre a diversidade, pois apresentam características ambientais bem definidas, as quais claramente estruturam a comunidade local e seu habitat (Jankowski & Weyhenmeyer, 2006). Pouco se conhece acerca da

importância da variabilidade da nematofauna dentro e entre lagoas, especialmente no que diz respeito a sua diversidade.

## **OBJETIVOS**

Os objetivos do presente estudo consistem em:

i. Descrever a assembléia de nematódeos em três lagoas costeiras com ambientes semelhantes e avaliar se a composição da nematofauna está associada a variações em características do sedimento, como granulometria e concentração de matéria orgânica.

ii. Particionar a diversidade alfa e beta da nematofauna em cinco escalas espaciais (de cm a km). Espera-se que a assembléia de nematódeos apresente uma alta diversidade alfa nas escalas espaciais inferiores, como ocorre para protistas, e valores baixos para diversidade beta, uma vez que a variação na composição da nematofauna refletiria principalmente mudanças nas características ambientais.

iii. Avaliar a importância relativa do ambiente (exposto ou protegido) e do espaço (entre as escalas espaciais) na variação da composição da assembléia de nematódeos. Espera-se que a variação ambiental seja mais importante do que variações na escala geográfica, semelhantemente ao que ocorre para organismos unicelulares.

## **MATERIAL E MÉTODO**

### *Área de Estudo*

No Sul do Brasil, a Planície Costeira localiza-se entre as coordenadas 29° 12' e 33° 48' S e 49° 40' e 53° 30' W. Abrange uma superfície de 22.740 km<sup>2</sup> de áreas emersas e 14.260 km<sup>2</sup> de superfícies de lagoas e lagunas, totalizando 37.000 km<sup>2</sup> (Schwarzbald & Schäfer, 1984).

A área selecionada para o presente estudo localiza-se na parte norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul (Figura 1). Esta porção corresponde à expressão geomorfológica da porção superficial emersa da Bacia de Pelotas, estando delimitada a oeste pelas escarpas da Serra Geral (Planalto) e, a leste, pelo Oceano Atlântico (Travessas *et al.*, 2005). O clima do litoral norte do Rio Grande do Sul caracteriza-se, segundo Hasenack & Ferraro (1989), por uma temperatura média anual de 20°C, uma precipitação anual de 1322,9 mm, uma taxa de evaporação anual de 1134,5 mm e uma umidade média de 83%.

A ação dos ventos é importante na região, pois seus efeitos se fazem sentir em toda a planície (Schwarzbold & Schäfer, 1984). Os ventos mais intensos e de direção predominante são aqueles provenientes do nordeste, com velocidade média anual de 6,0m/s (Travessas *et al.*, 2005). De acordo com Jost & Soliani Jr. (1976), a ação desses ventos nordeste gera ondas no quadrante nordeste das lagoas que se propagam em direção sudoeste, constituindo nessa margem praias bem desenvolvidas e arenosas. Os demais quadrantes são formados por áreas paludais (terras baixas e alagadiças com depósito de matéria orgânica), sem praias ou com praias muito reduzidas (Würdig, 1987). A ação eólica, além de exercer grande influência na dinâmica e morfologia dos sistemas lagunares da região, também interfere na distribuição das comunidades vegetais e indiretamente também nas comunidades animais, configurando condições ambientais diferentes nas margens lacustres (Delaney, 1965).

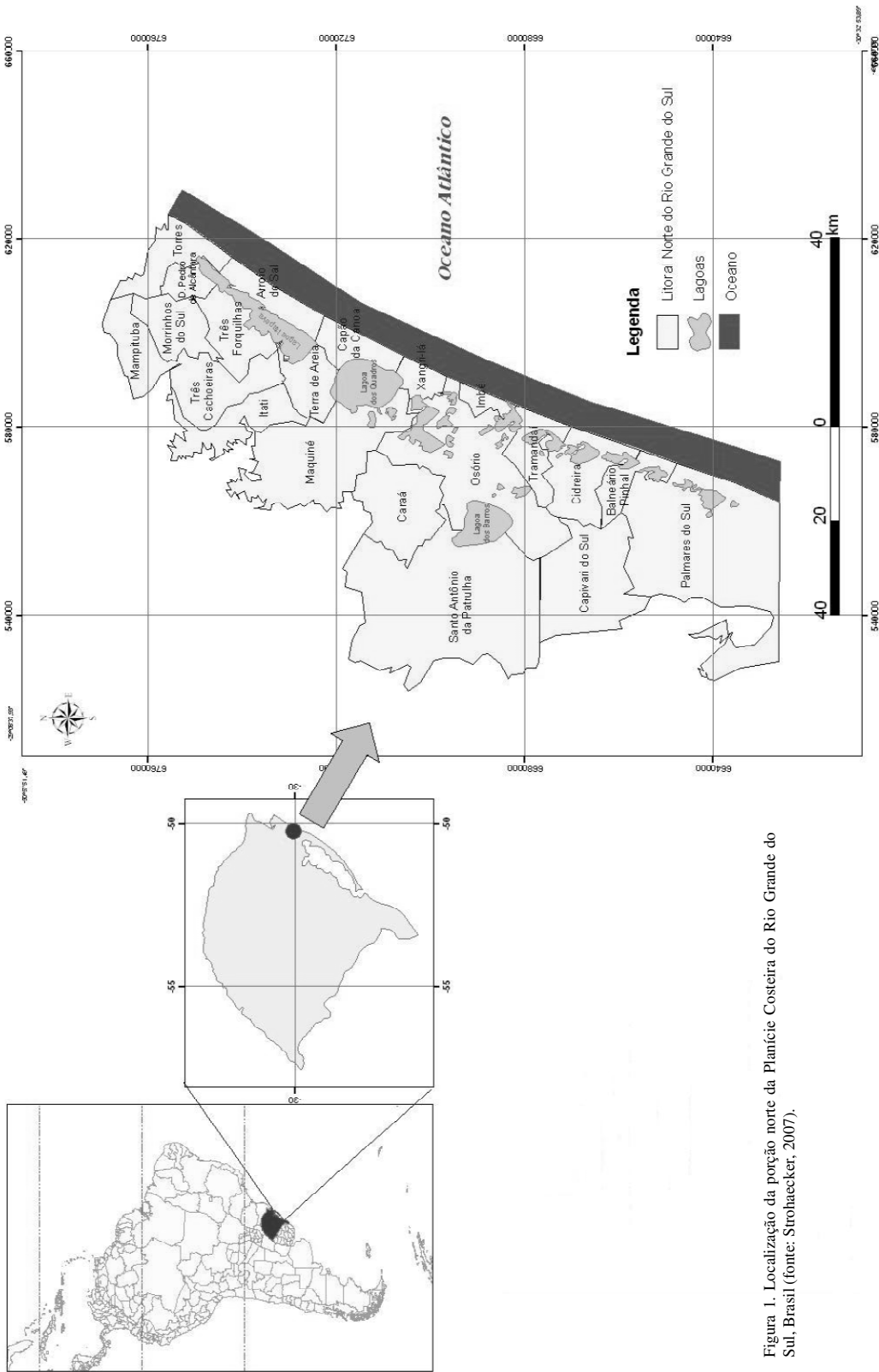


Figura 1. Localização da porção norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil (fonte: Strohaecker, 2007).

No que se refere ao substrato das lagoas em geral, Chomenko (1981) destaca a influência exercida pela vegetação. Em locais com ausência de vegetação, o substrato é formado, principalmente, por areia e argila. Em locais com maior diversidade e biomassa de macrófitas o substrato tende a ser lodoso e ter maior quantidade de matéria orgânica em decomposição.

Foram selecionadas três lagoas para o estudo: Lagoa Ramalhete, Lagoa Caconde e Lagoa Manuel Nunes. Essas lagoas constituem corpos de água doce, sem comunicação com o mar e apresentam morfologia semelhante (Tabela 1). Em cada lagoa, são observados os dois ambientes distintos que decorrem da atividade eólica, um exposto e outro protegido. Assim, a margem oeste das lagoas possui vegetação composta basicamente por gramíneas e ciperáceas, enquanto que a leste, geralmente mais abrigada, apresenta uma comunidade vegetal mais diversificada (Würdig, 1984).

Tabela 1: Características das lagoas costeiras estudadas (adaptado de Schwarzbald, 1982; Schwarzbald & Schäfer, 1984).

<i>Lagoa</i>	<i>Superfície</i> ( $km^2$ )	<i>Profundidade</i> <i>máxima (m)</i>	<i>Profundidade</i> <i>média (m)</i>	<i>Volume</i> ( $m^3 \times 10^6$ )
Ramalhete	4,76	1,8	1,23	6,10
Caconde	4,06	2,5	1,68	6,82
Manuel Nunes	5,30	2,0	1,40	7,42

#### *Delineamento Amostral*

Em cada lagoa foram selecionadas quatro áreas, duas no ambiente exposto e duas no ambiente protegido. Em cada área foram selecionados aleatoriamente três pontos de amostragem. Em cada ponto foram coletadas três unidades amostrais (*cores*) para análise da nematofauna e uma unidade amostral para determinações granulométricas e

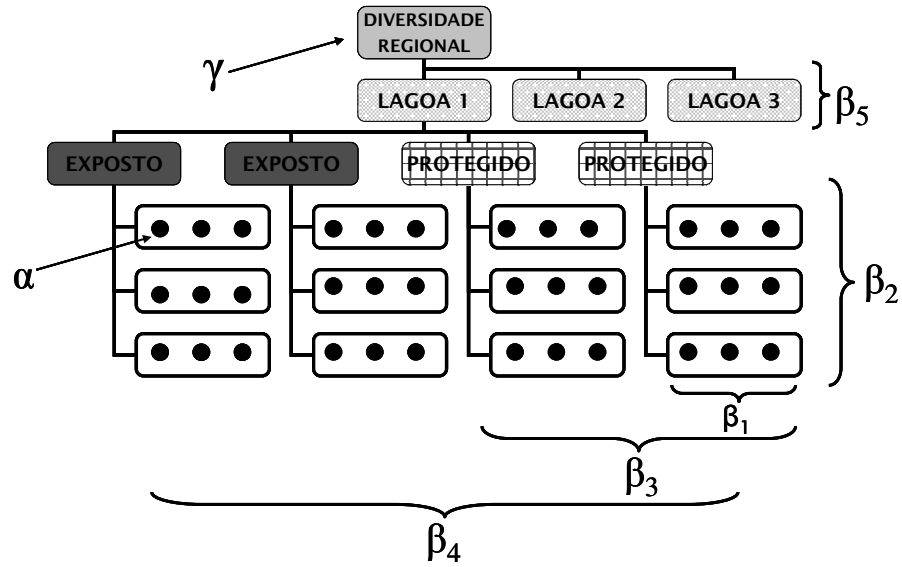
de matéria orgânica. O delineamento amostral, portanto, consistiu em 108 amostras (Figura 2):

- 3 *cores* por ponto (distantes entre si cerca de 10 cm)
- 3 pontos em cada área (distantes entre si cerca de 20-40 m)
- 2 áreas em cada ambiente (distantes entre si cerca de 150-200 m)
- 2 ambientes: exposto e protegido (distantes entre si cerca de 2-2,5 km)
- 3 lagoas (distantes entre si cerca de 10-25 km).

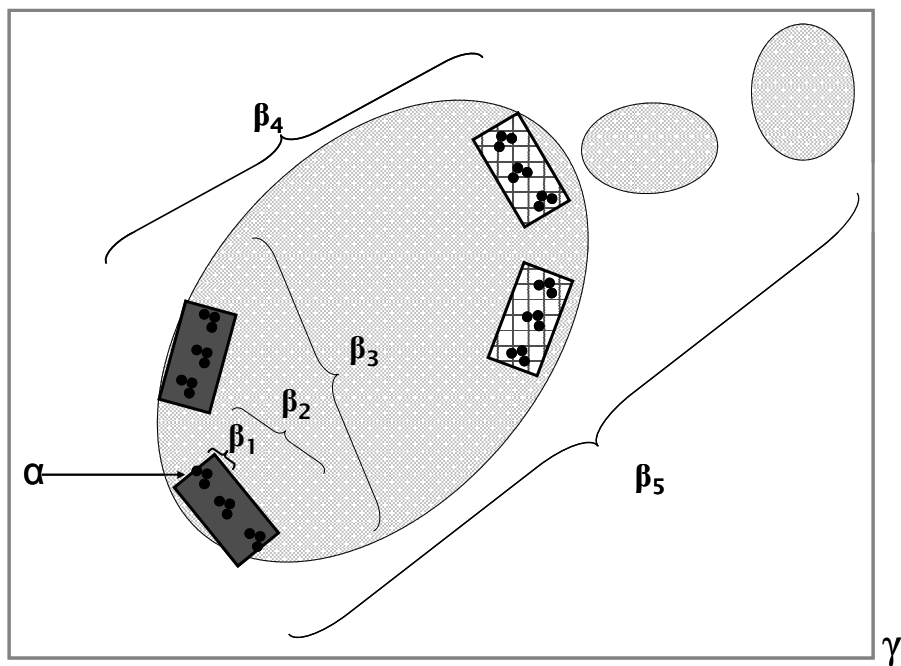
Das 108 unidades amostrais obtidas (*cores*), oito foram excluídas devido a problemas de processamento, enquanto as demais foram distribuídas da seguinte forma: 49 *cores* para ambiente exposto (17 na Lagoa Caconde, 16 na Lagoa Manuel Nunes e 16 na Lagoa Ramalhete) e 51 no ambiente protegido (18 na Lagoa Caconde, 15 na Lagoa Manuel Nunes e 18 na Lagoa Ramalhete).

#### *Coletas e Processamento do Material*

As unidades amostrais de sedimento para análise da nematofauna foram coletadas com um *core* cilíndrico de PVC com 2,5 cm de diâmetro até a profundidade de 5 cm a partir da interface água-sedimento. Imediatamente após a coleta acrescentou-se solução de  $MgCl_2$  7,5% durante 10 min para relaxamento da fauna, evitando a contração dos animais durante a fixação (Higgins & Thiel, 1988; Hodda & Eyualem-Abebe, 2006). Em seguida o material foi conservado em etanol 70%.



(A)



(B)

Figura 2. Representação esquemática do delineamento amostral (A) e da partição da diversidade dentro e entre lagoas (B).  $\alpha_1$  diversidade do *core*,  $\beta_1$  variação entre *cores*,  $\beta_2$  variação entre pontos,  $\beta_3$  variação entre áreas de um mesmo ambiente,  $\beta_4$  variação entre dois ambientes e  $\beta_5$  variação entre lagoas,  $\gamma$  diversidade total.

No laboratório foi adicionado corante rosa de bengala ao material biológico, que posteriormente foi fracionado através de peneiras de abertura de malha de 500 e 64 µm. O material retido na malha de menor abertura foi observado em placas de Dollfus sob estereomicroscópio para separação dos nematódeos. Em seguida, foram preparadas lâminas semipermanentes de acordo com a técnica de De Grisse (1969) para observação dos organismos em microscópio óptico e separação em nível de morfoespécies.

No campo, junto à interface água-sedimento, foram medidos valores de pH, temperatura da água, condutividade, oxigênio dissolvido. Um volume de 200 ml de água do fundo foi coletado para análise de turbidez. Adicionalmente, para cada ponto coletou-se sedimento para determinações de granulometria e de matéria orgânica através de um *core* cilíndrico de PVC de 10 cm de diâmetro até a profundidade de 5 cm a partir da interface água-sedimento. As unidades amostrais foram mantidas sob refrigeração até o seu processamento.

A determinação do teor de matéria orgânica foi realizada no Centro de Ecologia da UFRGS, através da queima de 1g do sedimento em mufla a 500° C por duas horas (Allen, 1989). A granulometria foi determinada pelo Centro de Estudos de Geologia Costeira e Oceânica da UFRGS, de acordo com a técnica proposta por Suguio (1973), obtendo-se as frações de areia média, areia fina, areia muito fina e sedimentos finos (silte e argila), conforme a escala de Wentworth (1922).

### *Análises Estatísticas*

#### Padrões Gerais da Assembléia

A riqueza de espécies refere-se ao número de espécies, ou de morfoespécies, presente, desconsiderando a área exata ou o número de indivíduos registrados. Assim, podemos distinguir a riqueza de espécies *numérica*, aqui referida riqueza de espécies; o número



de espécies interpolado para um número específico de indivíduos (riqueza rarefeita) e a riqueza de espécies por área ou volume (densidade de espécies) (Simpson, 1964).

A riqueza de espécies tende a aumentar com o tamanho da amostra, o que faz com que seja necessário padronizar a riqueza de acordo com o esforço amostral empregado. Diferenças no número de indivíduos contabilizados podem tanto refletir padrões biologicamente significativos de disponibilidade de recursos ou condições de crescimento como também podem refletir diferenças no esforço amostral, processamento e observação das amostras (Gotelli & Colwell, 2001). Assim, para tornar possível a comparação da riqueza de espécies entre unidades amostrais, foi feita uma curva de acumulação média de espécies baseada nas unidades amostrais e uma curva de rarefação pelo número de indivíduos. A primeira é construída a partir de uma amostra tomada aleatoriamente dentro de uma determinada área e leva em conta o número de espécies e suas identidades, mas nenhuma informação sobre a distribuição dos indivíduos entre as espécies é utilizada (Gotelli & Colwell, 2001; Uglund *et al.*, 2003). A curva de acumulação de espécies é então gerada refletindo a taxa de acumulação de novas espécies, sendo fortemente influenciada pela distribuição das espécies entre as unidades amostrais (Uglund *et al.*, 2003). A segunda, a curva de rarefação, padroniza as unidades amostrais com base no número de indivíduos. Essa curva estima o número de espécies que seria observado para números de indivíduos menores, sob a premissa de uma combinação aleatória dos indivíduos (Hulbert, 1971).

Para as análises descritas a seguir foram efetuadas as médias das abundâncias entre os *cores* para cada um dos 36 pontos. Estes dados foram então transformados ( $\log [x+1]$ ), calculando-se, em seguida, a semelhança entre os pontos através do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (Sørensen quantitativo). Utilizando esta matriz de dissimilaridades, a semelhança entre os ambientes e lagoas foi avaliada através de um

diagrama de ordenação utilizando o método de escalonamento não-métrico multidimensional (NMDS). Este método utiliza os postos (*ranks*) das distâncias entre os pares de pontos em contraste com métodos de escalonamento métrico (como Análise de Coordenadas Principais, por exemplo), que utilizam os valores absolutos das dissimilaridades entre os pares de pontos (Kenkel & Orlóci, 1986). No NMDS, a preservação exata das distâncias não é prioridade, mas sim representar os objetos em um número reduzido de dimensões (Minchin, 1987). O NMDS pode ser feito para diferentes números de dimensões. No presente trabalho, foram utilizadas duas dimensões. *A posteriori*, três pontos da Lagoa Manuel Nunes muito distintos em composição e abundância relativa foram removidos. As curvas de acumulação de espécies foram feitas no pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007) e a NMDS no pacote *MASS* (Venables & Ripley, 2002), ambos dentro do ambiente estatístico R (R Development Core Team, 2008).

#### Partição Aditiva da Diversidade

A fim de avaliar a relação entre a diversidade local e regional da nematofauna em diversas escalas espaciais, empregou-se a partição aditiva da diversidade em cinco níveis hierárquicos: *core*, ponto, áreas no mesmo ambiente, ambientes e lagoas. De acordo com Lande (1996), a diversidade regional é a soma das diversidades alfa e beta, na qual alfa é a diversidade média dentro das unidades amostrais e beta é a diferença entre as diversidades alfas de duas escalas espaciais adjacentes.

Para cada nível espacial está associado um valor de diversidade alfa e um valor de diversidade beta. Por exemplo,  $\alpha_1$  representa a riqueza média de morfoespécies de Nematoda de cada *core*,  $\alpha_2$  a riqueza média de morfoespécies dos pontos,  $\alpha_3$  a riqueza média de morfoespécies das áreas e assim por diante. Da mesma forma,  $\beta_1$  representa a

diferença entre  $\alpha_2$  e  $\alpha_1$ ,  $\beta_2$  representa a diferença entre  $\alpha_3$  e  $\alpha_2$ , e assim sucessivamente. Desta forma, utilizando como medida de diversidade a riqueza de espécies, obteve-se os seguintes componentes da diversidade:

- $\alpha_1$  : riqueza média geral por *core*;
- $\beta_1$ : entre *cores* de um mesmo ponto;
- $\beta_2$  : entre pontos de uma mesma área;
- $\beta_3$  : entre áreas do mesmo ambiente;
- $\beta_4$  : entre ambientes distintos de uma lagoa;
- $\beta_5$  : entre lagoas,

onde a diversidade regional ou total é obtida pela somas dos componentes ( $\gamma =$  diversidade regional =  $\alpha_1 + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3 + \beta_4 + \beta_5$ ).

A significância estatística de cada componente foi avaliada através de um modelo nulo. Este modelo é baseado na aleatorização dos indivíduos entre amostras, conforme proposto por Crist *et al.* (2003). Basicamente, o método consiste em:

- i. Calcular os componentes de diversidade observados na amostra;
- ii. Aleatorizar os indivíduos entre as unidades amostrais, preservando a abundância total das espécies e o tamanho das amostras originais;
- iii. Recalcular os diferentes componentes de diversidade da amostra aleatorizada;
- iv. Repetir os passos ii. e iii. por 1.000 vezes;
- V. Obter a proporção de valores de diversidade aleatorizados maiores que os valores correspondentes observados na amostra original (não aleatorizada).

Uma pequena proporção, por exemplo  $\text{prop}_{\text{exp}>\text{obs}} < 0,05$ , indica que a diversidade observada é significativamente maior do que o esperado ao acaso. Da

mesma maneira, um valor de proporção alto, por exemplo  $\text{prop}_{\text{exp}>\text{obs}} > 0,95$ , indica que a diversidade observada é significativamente menor do que o esperado ao acaso (Crist *et al.*, 2003). Valores intermediários de  $\text{prop}_{\text{exp}>\text{obs}}$  indicam que a diversidade é semelhante àquela esperada ao acaso.

No nível hierárquico  $\beta_4$ , onde é medida a variação entre ambientes distintos dentro de uma lagoa, os dois ambientes, exposto e protegido não são componentes completamente aninhados dentro de lagoas, pois são confundidos com um componente espacial. Aqui, está implícita tanto a variação entre áreas de diferentes ambientes (variação ambiental) quanto a distância entre estes dois ambientes (variação espacial). Devido ao confundimento destes dois componentes,, não foi possível considerar separadamente essas duas fontes de variação. A partição aditiva da diversidade foi realizada através do programa PARTITION v. 2 (Crist *et al.*, 2003).

#### Explicação da diversidade beta

De acordo com Legendre (2008), a diversidade beta pode ser estudada computando índices de diversidade para cada sítio amostral e testando hipóteses sobre os fatores que podem explicar a variação entre esses sítios. Alternativamente, podem-se aplicar análises multivariadas diretas na tabela de composição da comunidade e relacioná-las a conjuntos de variáveis ambientais e espaciais. Essas análises multivariadas são realizadas através de métodos estatísticos de partição da variação da tabela de dados de composição da comunidade em relação às variáveis espaciais e ambientais. A técnica de partição da variação é empregada quando dois ou mais conjuntos de hipóteses complementares (variação ambiental e espacial, por exemplo) podem ser levantados para explicar a variação em uma comunidade biológica (Legendre, 2008).

A Análise de Correspondência Canônica (CCA) é uma das técnicas que permite avaliar variação na composição de espécies entre sítios. Nesta análise procura-se selecionar um conjunto de variáveis ambientais que melhor explique a variação da composição de espécies. Uma extensão desta análise, chamada de Análise de Correspondência Canônica parcial (pCCA), remove a influência de um conjunto de variáveis explanatórias antes de avaliar um segundo conjunto de variáveis explanatórias de interesse (Legendre, 2008). São consideradas variáveis ambientais todas as variáveis independentes, bióticas ou abióticas, que podem ser consideradas hipóteses para determinar a variação de um grupo taxonômico dependente (grupos de espécies ou assembléias). Com isso, pode-se particionar a variação dos dados de abundâncias das espécies em componentes independentes: o puramente espacial, o puramente ambiental, o ambiental estruturado no espaço (variação explicada tanto pelo ambiente, quanto pelo espaço) e o indeterminado (fração não explicada) (Borcard *et al.*, 1992).

Com o objetivo de explicar a variação na composição da assembléia de nematódeos (diversidade beta) foi utilizada a Análise de Correspondência Canônica parcial (pCCA), separando a diversidade beta em componentes ambientais e espaciais. As porcentagens correspondentes a cada componente, puramente ambiental (a), puramente espacial (c), componente ambiental estruturado no espaço (b) e indeterminado (d), foram então determinadas de acordo com Legendre *et al.*, (2005) (Figura 3). Neste estudo foram empregadas três matrizes: a matriz (Y) com dados de composição da nematofauna (média entre *cores* em cada ponto transformada por  $\log [x+1]$ ); a matriz (X) com dados ambientais de porcentagem de matéria orgânica, pH, temperatura da água, condutividade, oxigênio dissolvido, turbidez, e granulometria (porcentagens de finos, areia muito fina, areia fina e areia média); e a matriz (W) com as coordenadas geográficas (UTM).

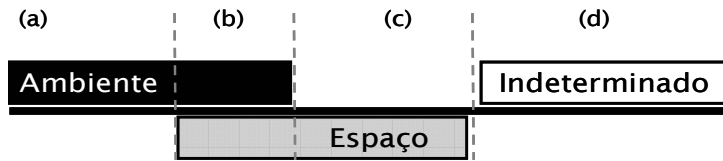


Figura 3. Partição da variação da matriz resposta (Y) entre variáveis ambientais (matriz X) e espaciais (matriz W). A linha espessa da horizontal, que corresponde a 100% da variação em Y, é dividida em quatro frações ((a), (b), (c) e (d)).

A significância da porcentagem de explicação de cada uma das frações puramente ambiental (a) e puramente espacial (c) foi avaliada conforme o método de permutação descrito em Legendre & Legendre (1998:608-610), efetuando-se 9999 permutações. O método não permite avaliar a significâncias das frações (b) e (d). A pCCA foi feita no programa R (R Development Core Team, 2008), utilizando funções disponíveis no pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007).

## RESULTADOS

Os 100 *cores* totalizaram 13.358 indivíduos e 59 morfoespécies (Tabela 2). A riqueza de morfoespécies variou de 29, no ambiente protegido da Lagoa Caconde a 48, no ambiente exposto da Lagoa Manuel Nunes. Pela curva de acumulação de espécies verifica-se que o ambiente exposto tende a apresentar maior riqueza de espécies em relação ao ambiente protegido nas três Lagoas Caconde e Manuel Nunes (Figura 4).

Tabela 2. Número de indivíduos e riqueza de espécies por lagoa e por ambiente (exp: ambiente exposto, prot: ambiente protegido). Riqueza rarefeita corresponde ao número de espécies esperado para uma amostra com 802 indivíduos.

Lagoa	Caconde		Manuel Nunes		Ramalhete	
	exp	prot	exp	prot	exp	prot
Indivíduos	1652	2194	3738	802	2048	2924
Riqueza de espécies	38	29	48	40	38	39
Riqueza rarefeita	34,9	27,7	40,2	40	33,9	30,9
Total de indivíduos	3846		4540		4972	
Riqueza total	40		52		45	

O número total de nematódeos variou entre os ambientes e as lagoas. Valores mínimo e máximo foram registrados na lagoa Manuel Nunes: 802 (ambiente protegido) e 3738 (ambiente exposto), respectivamente. Assim, foi utilizada a rarefação para estimar a riqueza de morfoespécies para a menor amostra, com 802 indivíduos. A riqueza rarefeita variou de 29 (ambiente protegido, lagoa Caconde) a 48 (ambiente exposto, lagoa Manuel Nunes). Nas três lagoas os maiores valores de riqueza rarefeita ocorreram no ambiente exposto (Tabela 2, Figura 4).

O diagrama de ordenação obtido a partir do NMDS indicou uma separação entre as três lagoas (Figura 5). Com relação aos ambientes, o gráfico indica uma distinção somente para a lagoa Caconde, que também apresentou maior variabilidade visto que seus pontos ficaram mais dispersos que os das demais lagoas.

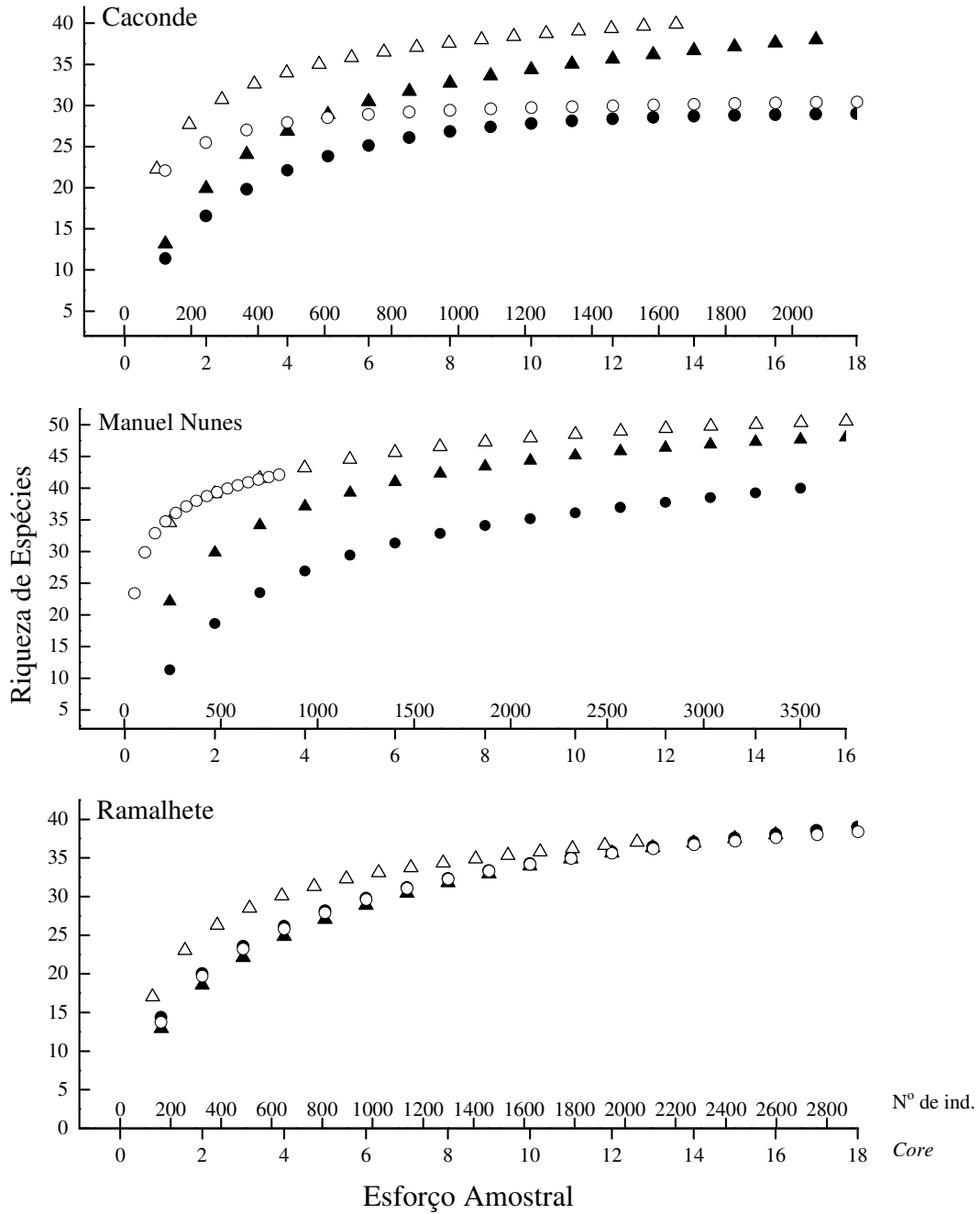


Figura 4. Curvas de acumulação de espécies e de rarefação pelo número de indivíduos por lagoa. Triângulos representam ambiente exposto e círculos, ambiente protegido. Símbolos cheios correspondem à curva de acumulação de espécies e símbolos vazios, à curva de rarefação.



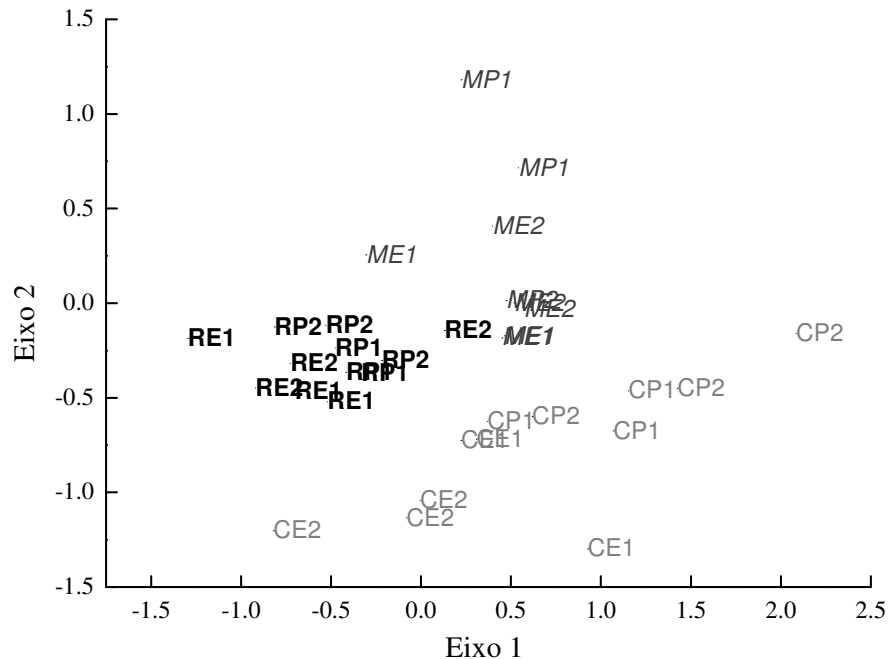


Figura 5. Ordenação das morfoespécies de Nematoda pelo método de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). As letras C, M e R correspondem às lagoas (Caconde, Manuel Nunes e Ramalhete, respectivamente). A letras E indica o ambiente exposto e a letra P, o protegido. Os números correspondem à área 1 ou 2 dentro de cada ambiente.

O número médio de morfoespécies registrado por *core* ( $\alpha_1$ ) para cada lagoa foi 12,26 para Caconde, 16,90 para Manuel Nunes e 13,71 para Ramalhete. Para as três lagoas, a diversidade alfa para *cores* foi significativamente menor do que o esperado  $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} > 0,999$  (Figura 6), indicando a existência de agregação da fauna nesta escala espacial. Nas três lagoas, a diversidade  $\alpha_1$  representou uma fração bastante similar da diversidade total na lagoa; 30,75% na Caconde; 30,44% na Manuel Nunes e 32,5% na Ramalhete. Isso indica que o grau de agregação da fauna na menor escala espacial estudada foi similar, independente da lagoa.

A diversidade beta entre *cores* de um mesmo ponto ( $\beta_1$ ) foi significativamente menor que o esperado ( $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}}$  igual a 0,999) (Figura 6), revelando que na escala

espacial de centímetros, não houve variação na composição da nematofauna. Os demais componentes  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  e  $\beta_4$  foram maiores do que o esperado ao acaso para as três lagoas.

A análise de partição da diversidade incluindo também as três lagoas revelou uma proporção semelhante à registrada pela partição individual por lagoa para o componente  $\alpha_1$ , no qual a riqueza média de espécies por *core* foi significativamente menor do que o esperado ( $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} > 0,999$  (Figura 7)). No entanto, aqui, a diversidade beta da nematofauna em escalas menores foi menor que o esperado ( $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} > 0,999$  para  $\beta_1$  e  $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} = 0,996$  para  $\beta_2$ ). Para escalas maiores, os componentes observados  $\beta_3$ ,  $\beta_4$  e  $\beta_5$  foram maiores do que o esperado ( $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} = 0,005$ ;  $<0,001$ ;  $<0,001$ ; respectivamente), novamente corroborando o resultado obtido nas partições por lagoa individualmente.

A capacidade de explicar a variação na composição de morfoespécies de Nematoda, ou seja, a diversidade beta, foi avaliada através da pCCA. Variáveis ambientais explicaram 26,95% (10 variáveis;  $P = 0,048$ ) da variação, enquanto que variáveis espaciais explicaram 9,93% (2 variáveis;  $P = 0,005$ ) da variação na diversidade beta. A porcentagem de explicação da variação compartilhada por variáveis ambientais e de espaço correspondeu a (11,66%). Por fim, a fração de explicação remanescente, 51,46%, refere-se à variação que não pode ser explicada por nenhum dos fatores incluídos no estudo.

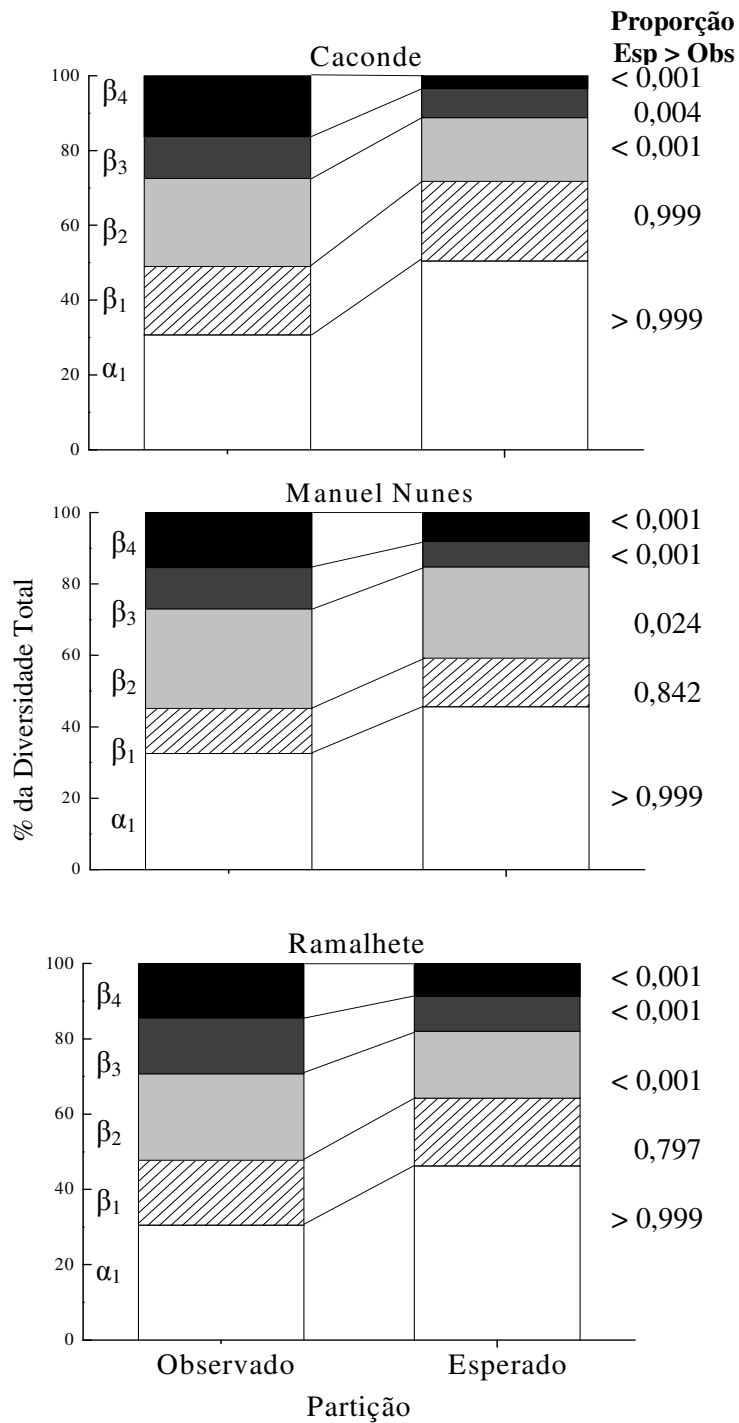


Figura 6: Partição da diversidade em componentes alfa e beta, expressos como porcentagem da riqueza de espécies total para cada lagoa. Os números à direita indicam a proporção de amostras aleatorizadas contendo mais espécies que o observado para cada nível de partição.  $\alpha_1$  = riqueza de espécies média por *core*,  $\beta_1$  = diversidade entre *cores* de um mesmo ponto,  $\beta_2$  = diversidade entre pontos de uma mesma área,  $\beta_3$  = entre áreas do mesmo ambiente,  $\beta_4$  = diversidade entre ambientes distintos.

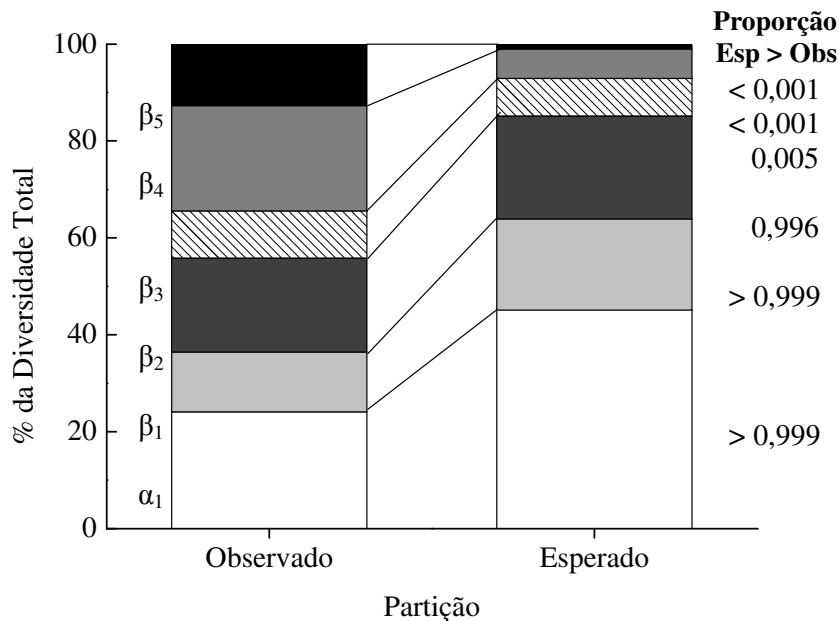


Figura 7: Partição da diversidade em componentes alfa e beta, expressos como porcentagem da riqueza de espécies total para toda a região de estudo. Os números à direita indicam a proporção de amostras aleatorizadas contendo mais espécies que o observado para cada nível de partição.  $\alpha_1$  = riqueza de espécies média por *core*,  $\beta_1$  = diversidade entre *cores* de um mesmo ponto,  $\beta_2$  = diversidade entre pontos de uma mesma área,  $\beta_3$  = entre áreas do mesmo ambiente,  $\beta_4$  = diversidade entre ambientes distintos,  $\beta_5$  = diversidade entre lagoas.

## DISCUSSÃO

Estudos sobre a diversidade e distribuição de nematódeos em ambientes de água doce são escassos para o Hemisfério Sul, concentrando-se principalmente no continente europeu e norte-americano (Traunspurger, 2002). O número total de espécies de Nematoda conhecidas em habitats de água doce na Europa está atualmente em torno de 1000 (Eyuaem-Abebe *et al.*, 2008). Para os demais continentes, acredita-se que este número se mantenha, no entanto, na medida em que outros estudos vão sendo realizados, a tendência é que um grande número de novas espécies seja acrescentado a cada ano (Eyuaem-Abebe *et al.*, 2008).

A riqueza total de nematódeos registrada para as lagoas Caconde, Manuel Nunes e Ramallete foi de 40, 52 e 45 morfoespécies, respectivamente. Estes números estão de acordo com os valores de riqueza de espécies conhecidos para ambientes de água doce, em geral entre 30 a 70 espécies (Traunspurger, 2002). Assim, a diversidade alfa de cada lagoa é baixa, considerando que a estimativa da diversidade de espécies global de nematódeos atualmente seja de aproximadamente 27,000 espécies, das quais 7%, cerca de 1900 espécies, são registradas para ambientes de água doce (Eyuaalem-Abebe *et al.*, 2008).

Vários trabalhos tem demonstrado a existência de diferenças nos padrões de diversidade em relação ao tamanho do corpo dos organismos de estudo (May, 1988; Fenchel, 1993; Hillebrand & Azovsky, 2001, Finlay *et al.*, 1996). Os táxons microscópicos dominam em termos de número de espécies quando comparados a animais de maior tamanho (Fenchel & Finlay, 2004). Adicionalmente, a expectativa para organismos menores que 2 mm é que apresentem uma alta riqueza de espécies local comparada a uma riqueza global relativamente baixa (Fontaneto *et al.*, 2006). No entanto, essa expectativa deriva de estudos com animais unicelulares (Fenchel *et al.*, 1997; Hillebrand *et al.*, 2001). Fontaneto *et al.* (2006) e Fontaneto & Ricci (2006) estudaram os padrões de diversidade de rotíferos bdelóides, outro grupo da meiofauna e de tamanho inferior a 2 mm, e encontraram baixos valores de riqueza de espécies local, como comumente observa-se para organismos maiores. Este estudo com nematódeos indica essa mesma tendência. Organismos microscópicos multicelulares aparentemente tem seu padrão de riqueza de espécies local semelhante aos descritos para animais multicelulares macroscópicos.

As curvas de acumulação de espécies e de rarefação indicaram a tendência de ocorrer uma maior riqueza de espécies no ambiente exposto. Diferenças nas

abundâncias e na riqueza entre os dois ambientes eram esperadas. A ação intensa dos ventos de direção nordeste sobre as lagoas é capaz de promover uma maior diversidade de macrófitas no ambiente protegido, onde predominam sedimentos de granulometria mais fina. Por outro lado, a atividade eólica configura uma vegetação mais pobre no ambiente exposto, cujo sedimento apresenta-se mais arenoso. Tanto a constituição granulométrica quanto a presença de vegetação resultam da hidrodinâmica associada a cada um desses ambientes. O número de espécies de nematódeos tende a ser maior em sedimentos arenosos do que em sedimentos mais finos, com maior quantidade de lama (Fenchel, 1978). Sabe-se também que o número de espécies de Nematoda pode depender da intensidade de distúrbios associadas ao habitat, de modo que locais menos propensos a distúrbios tendem a abrigar comunidades mais ricas (Eyuaem-Abebe *et al.*, 2001).

Nas lagoas Caconde e Manuel Nunes registraram-se os maiores valores de riqueza de espécies no ambiente exposto. Neste local, a ação do vento é capaz de gerar pequenas ondas de baixa intensidade nessas margens (Jost & Soliani Jr., 1976). Essa ação das ondas, ainda que de baixa intensidade, pode facilitar a circulação da água por entre os grãos do sedimento. Isso, associado à granulometria mais arenosa do ambiente exposto, pode atuar como um fator favorável à melhor oxigenação e circulação intersticial de matéria orgânica e organismos microscópicos que poderiam servir como recurso alimentar para os nematódeos.

Através das partições individuais por lagoa e da partição realizada para toda a área de estudo revelou-se que o componente alfa da diversidade observado na menor escala (a riqueza média de morfoespécies de Nematoda por *core*) foi menor que o esperado ( $\text{prop}_{\text{Esp}>\text{Obs}} > 0,999$ ). Adicionalmente, a diversidade  $\alpha_1$  representou uma fração bastante similar da diversidade total na lagoa; 30,75% na Caconde; 30,44% na

Manuel Nunes e 32,5% na Ramalhete, indicando agregação da fauna nessa escala de estudo. Sabe-se que as espécies da nematofauna podem ativamente escolher as espécies de bactérias das quais se alimentam e, de acordo com a disponibilidade deste recurso, agregarem-se em um determinado local (Blanchard, 1990). Assim, o padrão de distribuição espacial e agregação dos nematódeos poderia estar relacionado a preferências alimentares de cada espécie. Logo, interações tróficas com microorganismos do sedimento precisam ser investigadas para avaliar o seu real efeito sobre os padrões de microescala da nematofauna.

A partição da diversidade da nematofauna revelou uma grande importância dos componentes  $\beta_4$  (variação da composição da nematofauna entre ambientes distintos) e  $\beta_5$  (variação entre lagoas). A diferença na composição da fauna de nematódeos entre as lagoas foi corroborada ainda pelos resultados do NMDS. Dentro de cada lagoa, a partição aditiva mostrou que a composição de nematódeos diferiu não somente entre ambientes diferentes ( $\beta_4$ ), mas revelou também uma variação entre áreas dentro de um mesmo ambiente ( $\beta_3$ ). Ambos os resultados das partições aparentemente indicariam, em certo grau, uma seleção de habitat pela nematofauna. No entanto, em todo o estudo, 59 morfoespécies foram registradas, sendo que a riqueza entre ambientes oscilou entre 29 no ambiente protegido da lagoa Caconde a 48, no ambiente exposto da lagoa Manuel Nunes. Isso indica que as morfoespécies registradas são específicos na sua escolha do ambiente até certo ponto, uma vez que é evidente a existência de sobreposição de espécies nos dois ambientes estudados, visto que grande parte das morfoespécies ocorreu em ambos os locais. Através destes resultados, pode-se sugerir que a dispersão das espécies de nematódeos dentro e entre as lagoas está ocorrendo de modo eficiente, mas existem filtros ambientais e ou ecológicos que estariam atuando sobre parte da

comunidade, selecionando a fauna de modo que nem todas as espécies que chegam em um determinado ambiente conseguem nele permanecer.

Comparando com o padrão encontrado para organismos microscópicos unicelulares, a generalização de que a maioria das espécies pode ser encontrada em qualquer tipo de ambiente pode ser válida não só para protistas (Fenchel & Finlay, 2004, Fenchel *et al.*, 1997) , mas também para nematódeos. Para ambos, a distribuição dos organismos encontrados em um determinado habitat parece ser dar muito mais em função das propriedades do habitat do que por fatores que restrinjam sua dispersão. Blanchard (1990), argumenta que a variabilidade da meiofauna em mesoescala (m a km) parece relacionar-se a fatores físicos e químicos como granulometria e salinidade enquanto que a dispersão em microescala (cm) envolve interações entre organismos.

De modo geral, a discussão sobre as possíveis fontes de variação no número de espécies e de gêneros e na composição da nematofauna entre diferentes lagos, até o momento ainda é prematura. Primeiramente porque informações sobre os fatores que tem importância na distribuição de nematódeos em corpos d'água continentais são raras. As variáveis tidas como mais relevantes para a fauna são granulometria, oxigênio, temperatura e disponibilidade de alimento, sendo que a granulometria seria um fator chave na explicação da distribuição de nematódeos dentro de um mesmo corpo hídrico (Traunspurger *et al.*, 2006), dentro de lagoas no caso deste estudo. Entre os fatores bióticos que controlam a nematofauna, destacam-se a razão entre a abundância de nematódeos predadores e não-predadores (positivamente correlacionada com a riqueza de espécies) (Michiels & Traunspurger, 2004) e a competição interespecífica (Traunspurger, 2000).

A pCCA revelou que 26,95% da variação na composição e abundância relativa da nematofauna, ou seja, a diversidade beta, foi devida exclusivamente a componentes



ambientais estudados: concentração de matéria orgânica, pH, temperatura da água, condutividade, oxigênio dissolvido, turbidez, e granulometria (porcentagens de finos, areia muito fina, areia fina e areia média) . Isso sugere que há uma influência do ambiente muito mais do que o espaço na estruturação da nematofauna. Este resultado demonstra que, assim como os organismos unicelulares, os nematódeos parecem ser mais influenciados por fatores relacionados ao ambiente do que ao espaço, sendo que as espécies são encontradas em um determinado local bem mais devido a propriedades do habitat do que a fatores geográficos que restrinjam a dispersão (Fenchel & Finlay, 2004).

A baixa influência do espaço, também revelada pela pCCA, também está de acordo com o padrão descrito para organismos microscópicos. Para fauna unicelular, a correlação entre a composição de espécies e a distância geográfica tende a ser mais fraca do que para organismos de maior tamanho (Hillebrand *et al.*, 2001). Estes resultados confirmam a expectativa inicial do trabalho, a qual sugeria que a variação ambiental tivesse maior importância do que variações na distância geográfica, semelhantemente ao que ocorre para organismos unicelulares.

A porcentagem de variação não-explicada da diversidade beta foi alta (51,46%). De acordo com Legendre (2008), a fração de variação indeterminada pode estar relacionada a variáveis que não foram medidas ou pode ainda estar sendo determinada por processos da comunidade, como competição ou dispersão, que necessitam ser explorados. Entre os possíveis fatores abióticos que podem atuar na determinação de estruturas espaciais nas comunidades de meiofauna, destacam-se a qualidade da matéria orgânica (tanto o conteúdo de carbono e nitrogênio, quanto a biomassa microbial), que constitui um importante recurso alimentar (Swan & Palmer, 2000), a concentração de pigmentos de algas e densidade de bactérias (Witthöft-Mühlmann *et al.*, 2006). Em

relação ao ambiente bentônico, animais da macrofauna (como larvas de insetos, por exemplo) também podem gerar impactos na estrutura da nematofauna, na medida em que atuam na oxigenação do sedimento, revolvendo e escavando os grãos (Teiwes *et al*, 2007).

Em suma, comparando os resultados encontrados neste estudo com dados da literatura disponíveis sobre o padrão de diversidade de organismos unicelulares parece haver poucas semelhanças entre protistas e nematódeos, apesar de ambos serem semelhantes em tamanho e compartilharem o mesmo habitat bentônico. Os nematódeos, ao contrário dos protistas, apresentaram uma baixa riqueza de espécies local (diversidade alfa), apesar de sua alta diversidade de espécies global. Além do mais, parece haver uma seleção de habitat por parte da nematofauna, o que é normalmente verificado para organismos multicelulares e de maior tamanho. Uma explicação plausível para isso é que, em função de seu pequeno tamanho, os nematódeos podem ser facilmente dispersos, mas como um grupo multicelular, são mais complexos nas suas interações e exigências em relação ao ambiente e, assim, nem todos os organismos dispersos conseguem fundar populações viáveis.

Certamente mais estudos são necessários para compreensão dos padrões de diversidade da meiofauna, especialmente no que se refere aos ambientes de água doce subtropicais. A maioria dos estudos desenvolvidos com organismos microscópicos, uni e multicelulares são realizados na Europa e América do Norte. Uma amostragem sistemática e intensiva é necessária nos demais continentes para que os padrões de diversidade da fauna microscópica sejam esclarecidos, uma vez que o tamanho dos organismos parece influenciar fortemente a distribuição geográfica (Fontaneto *et al*.2006).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan, J.D. 1975. Components of diversity. *Oecologia* 18:359-367.
- Allen, S.E. 1989. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Austen, M.C., Lamshead, J., Hutchings, P., Boucher, G., Heip, C., King, G., Koike, I., Smith, C.R., Snelgrove, P.V.R. 2002. Biodiversity links above and below the marine sediment-water interface that may influence community stability. *Biodiversity and Conservation* 11:113-136.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293:2413–2418.
- Blanchard, G.F. 1990. Overlapping microscale dispersion patterns of meiofauna and microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 68:101-111.
- Borcard, D.; Legendre, P.; Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Cáceres, C.E. 1997. Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology* 116:371–383.
- Chomenko, L. 1981. *Influência da salinidade na distribuição de moluscos do gênero Littordina na área correspondente ao litoral norte da planície costeira do Rio Grande do Sul*. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia.
- 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.
- Covich, A.P., Austen, M.C., Barlocher, F., Chauvet, E., Cardinale, B.J., Biles, C.L., Inchausti, P., Dangles, O., Solan, M., Gessner, M.O., Statzner, B., Moss, B. 2004. The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *Bioscience* 54:767-775.

- De Grisse, A. T., 1969. Redescription ou modification de quelques techniques utilisés dans l'étude des nématodes phytoparasitaires. *Mededelingen Rijkfakulteit Landbouwwetenschappen Gent* 34: 351–369.
- Delaney, P.J.V. 1965. Fisiografia e geologia da superfície da planície costeira do Rio Grande do Sul – Brasil. *Escola de Geologia de Porto Alegre* 6:1-105.
- Erös, T. 2007. Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52:1400–1415.
- Eyualem-Abebe; Decramer, W.; De Lay, P. 2008. Global diversity of nematodes (Nematoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:67-78.
- Eyualem-Abebe; Mees, J.; Coomans, A. 2001. Nematode communities of Lake Tana and other inland water bodies of Ethiopia. *Hydrobiologia* 462:41-73.
- Fenchel, T.M. 1978. The ecology of micro and meiobenthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 9:99-121.
- Fenchel, T. 1993. There are more small than large species? *Oikos* 68:375-378.
- Fenchel, T. 1997. Local versus global diversity of microorganisms: cryptic diversity of ciliated protozoa. *Oikos* 80:220-225.
- Fenchel, T.; Esteban, G.F.; Finlay, B.J. 1997. Local versus global diversity of microorganisms: cryptic diversity of ciliated protozoa. *Oikos* 80: 220-225.
- Fenchel, T.; Finlay, B.J. 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *Bioscience* 54:777-784.
- Finlay, B.J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061-1063.
- Finlay, B.J., Esteban, G.F., Fenchel, T. 1996. Global diversity and body size. *Nature* 383:132-133.

- Fontaneto, D., Ficetola, G.F., Ambrosini, R., Ricci, C. 2006. Pattern of diversity in microscopic animals: are they comparable to those in protists or in larger animals? *Global Ecology and Biogeography*, 15:153-162.
- Fontaneto, D., Ricci, C. 2006. Spatial gradients in species diversity of microscopic animals: the case of bdelloid rotifers at high altitude. *Journal of Biogeography* 33:1305-1313.
- 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.
- Giere, O. 1993. *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments*. Springer-Verlag, Berlin.
- 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., Ferraro, L.W. 1989. Considerações sobre o clima de Tramandaí. *Pesquisas* 22:53-70.
- Heino, J.; Soininen, J. 2006. Regional occupancy in unicellular eukaryotes: a reflection of niche breadth, habitat availability or size-related dispersal capacity? *Freshwater Biology* 51:672-685.
- Higgins, R., Thiel, H. (eds). 1988. Introduction to the Study of Meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hillebrand, H.; Azovsky, A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography* 24:251-256.
- Hillebrand, H.; Waterman, F.; Karez, R.; Berninger, U.G. 2001. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms. *Oecologia*, 126:114-124.

- Hodda, M., Eyuaalem-Abebe. 2006. Techniques for processing freshwater nematodes. In: Eyuaalem-Abebe, Trausnpurger, W., Andrásy, I. (eds), *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. CABI Publishing.
- Hof, C., Brändle, M., Brandl, R. 2008. Latitudinal variation of diversity in European freshwater animals is not concordant across habitat types. *Global Ecology and Biogeography* 17:539–546.
- Hulbert, S.H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577-585.
- Izsák, J., Papp, L. 2000. A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecological Modelling* 130:151-156.
- Jankowski T. & Weyhenmeyer G.A. 2006. The role of spatial scale and area in determining richness-altitude gradients in Swedish lake phytoplankton communities. *Oikos* 115:433-442.
- Jost, H., Soliani Jr., E. 1976. Mapeamento geológico e geomorfológico. In: *Plano de integração para o desenvolvimento do litoral norte do Rio Grande do Sul. Adequação ao uso do solo*. Fundação de Economia e Estatística, Porto Alegre.
- Kenkel, N.C.; Orlóci, L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67:919-928.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5-13.
- Legendre, P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology* 1(1):3-8.
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.

- Legendre, P.; Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Second English edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Ligeiro, R., Melo, A., Callisto, M. Beta diversity of stream macroinvertebrates among multiple spatial scales in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology* (submetido).
- Linhart, J., Fiuraskova, M., Uvira, V. 2002. Moss-and mineral substrata-dwelling meiobenthos in two different low-order streams. *Archive für Hydrobiologie* 154:543–560.
- Lovejoy, T.E. 1980. Changes in biological diversity. In: Barney, G.O. (Ed.), *The Global 2000 Report to the President*, Vol 2 (The Technical Report). Penguin Books, Harmondsworth.
- MacArthur, R.H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 40:510-533.
- Magurran, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Ltd, Oxford.
- Melo, A.S. 2008. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica* 8:21-27.
- Michiels, I; Traunspurger, W. 2004. A three-year study of seasonal dynamics of a zoobenthos community in a eutrophic lake. *Nematology* 6:655-669.
- Minchin, P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69: 89-107.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P. e O'Hara, R.B. 2007. *Vegan: Community Ecology Package* version 1.8-5. <http://cran.r-project.org/>
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:285-307.
- Pegg, M.A., Taylor, R.M. 2007. Fish species diversity among spatial scales of altered temperate rivers. *Journal of Biogeography* 34:549-558.

- Price, N.S.; Siddiqui, M.R. 1994. Rainforest nematodes with particular reference to the Korup National Park, Cameroon. *Afro-Asian Journal of Nematology* 4:117-128.
- R Development Core Team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Ricci, C. 2001. Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia* 446:1–11.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. (local species diversity depends upon regional diversity). *Science* 235: 167-171.
- 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.
- Schwarzbold, A. 1982. *Influência da morfologia no balanço de substâncias e na distribuição de macrófitas aquáticas nas lagoas costeiras do Rio Grande do Sul*. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia.
- Schwarzbold, A., Schäfer, A. 1984. Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul – Brasil. *Amazoniana* 1:87-104.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13 57-73.
- Stendera, S.E.S., Johnson, R.K. 2005. Additive partitioning of aquatic invertebrates species across multiple spatial scales. *Freshwater Biology* 50:1360-1375.
- Suguio, K. 1973. *Introdução à sedimentologia*. Edgard Blucher/EDUSP, São Paulo.
- Swan, C.M.; Palmer, M.A. 2000. What drives small-scale spatial patterns in lotic meiofauna communities? *Freshwater Biology* 44:109-121.



- Teiwes, M.; Bergtold, M; Traunspurger, W. 2007. Factors influencing the vertical distribution of nematodes in sediments. *Journal of Freshwater Ecology* 22:429-439.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.
- Travessas, F.A., Dillenburg, S.R., Clerot, L.C.P. 2005. Estratigrafia e evolução da barreira holocênica do Rio Grande do Sul no trecho Tramandaí-Cidreira. *Boletim Paranaense de Geociências* 57:57-73.
- Traunspurger, W. 1996. Distribution of benthic nematodes in the littoral of an oligotrophic lake (Königssee, National Park Berchtesgaden, FRG). *Archiv für Hydrobiologie* 135:393-412.
- Traunspurger, W. 2000. The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshwater Biology* 44:29-45.
- Traunspurger, W. 2002. Nematoda. In: Freshwater Meiofauna: Biology and Ecology, Rundle, S.D.; AL Robertson, JM Schmid-Araya, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Traunspurger, W; Michiels, I; Eyuaem-Abebe. 2006. Composition and Distribution of Free-living Freshwater Nematodes: Global and Local Perspectives. In: Eyuaem-Abebe, Trausnpurger, W., Andrassy, I (eds). *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. CABI Publishing, Oxford.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* 87:2697-2708.
- Ugland, K.I., Gray, J.S., Ellinsen, K.K. 2003. The species-curve accumulation and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* 72:888-897.

- Veech J.A. & Crist T.O. (2007) *PARTITION: Software for Hierarchical Additive Partitioning of Species Diversity*. Version 2.0.  
<http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of diversity measure species turnover?  
*Journal of Vegetation Science* 12:545–552.
- Venables, W. N. and Ripley, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. Springer. Package MASS version 7.2-44 <http://cran.r-project.org/>
- Wentworth, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30:377-392.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213–251.
- Witthöft-Mühlmann, A.; Traunspurger, W.; Rothhaup, W.; Otto, K. 2006. Nematodes of Lake Constance, Germany, with special reference to littoral communities of a river mouth area. *Nematology* 8:539-553.
- Würdig, N.L. 1984. *Ostracodes do sistema lagunar de Tramandaí, RS, Brasil – sistemática, ecologia e subsídios a paleoecologia*. Tese de Doutorado, UFRGS, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências.
- Würdig, N.L. 1987. Alguns dados físicos e químicos do sistema lagunar de Tramandaí, R.G.S. *Pesquisas* 20:49-74.