



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO – UFRPE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA – PPGE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA - DB

ÍTTALO LUÃ SILVA MEDEIROS

**COMUNIDADE AQUÁTICA ASSOCIADA A BROMÉLIAS:
DISPERSÃO, COLONIZAÇÃO E A APLICABILIDADE DA TEORIA DE
BIOGEOGRAFIA DE ILHAS**

Recife – PE

2020

ÍTTALO LUÃ SILVA MEDEIROS

**COMUNIDADE AQUÁTICA ASSOCIADA A BROMÉLIAS:
DISPERSÃO, COLONIZAÇÃO E A APLICABILIDADE DA
TEORIA DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Mauro de Melo Júnior
Co-orientador: Thiago Gonçalves Souza

Recife – PE

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- M488c Medeiros, Ítalo Luã Silva
Comunidade aquática associada a bromélias: dispersão, colonização e a aplicabilidade da teoria de biogeografia de ilhas / Ítalo Luã Silva Medeiros. - 2020.
105 f. : il.
- Orientador: Mauro de Melo Junior.
Coorientador: Thiago Goncalves Souza.
Inclui referências, apêndice(s) e anexo(s).
- Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Recife, 2020.
1. metacomunidades. 2. dispersão passiva. 3. dispersão ativa. 4. beta diversidade. I. Junior, Mauro de Melo, orient. II. Souza, Thiago Goncalves, coorient. III. Título

CDD 574.5

ÍTTALO LUÃ SILVA MEDEIROS

**COMUNIDADE AQUÁTICA ASSOCIADA A BROMÉLIAS:
DISPERSÃO, COLONIZAÇÃO E A APLICABILIDADE DA
TEORIA DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Mauro de Melo Júnior
Co-orientador: Thiago Gonçalves Souza

Data de aprovação: 14/ 02 / 2020

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior (Orientador)

Prof. Dr. Paula Munhoz de Omena – Membro Externo
Instituto de Ciências Biológicas/UFPA

Prof. Dr. Rodrigo Felipe Rodrigues do Carmo – Membro Externo
Departamento de Biologia Animal/UFPE

Prof. Dr. Simone Maria de Albuquerque Lira – Membro Suplente
Departamento de Biologia/UFPE

Prof. Dr. Bruni Karol Cordeiro Filgueiras – Membro Suplente
Departamento de Biologia Vegetal/UFPE

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer aos meus pais, irmãos e familiares, Simone, Flávio, Ian e Ianka, pelo amor incondicional e por sempre me apoiarem, não importasse qual caminho seguisse.

Aos meus orientadores Mauro de Melo Júnior e Thiago Gonçalves Souza pelas importantes contribuições. Embora os dois últimos anos tenham sido difíceis para todos nós, agradeço muito por todo apoio oferecido.

A toda a equipe da Estação Ecológica de Tapacurá: Maria, Rinaldo, seguranças e equipe de manutenção pela infraestrutura e suporte durante as etapas realizadas na base.

Aos colegas de laboratório, Felipe, Mylena, Alan, Alef, Karina, Lucas Nunes, Lucas Rodrigo, Simone, Luana, Jefferson, Carina, Myller, José e Jéssika, pelos momentos de alegria. E aos colaboradores Karine Rito, Alexandre Dantas e Sofia e as turmas de Botânica e Ecologia de Campo 2019.2 pelo auxílio em campo.

A galera do ap. 401B, Raul, Marília, Jamilyls e João, porque tudo se tornou mais fácil e divertido com vocês.

A equipe do Delogs: Jaqueline e Fabiana e a todos os motoristas pelo auxílio no transporte de material até a Estação Ecológica de Tapacurá.

Ao Programa Pesquisa em Movimento da PRPPG (Giuseppe) pela liberação do transporte.

Aos professores Paula Braga, Tereza Buril, Geraldo Moura, Ana Carla pelo conhecimento transmitido, contribuições nos artigos e auxílio no campo.

À CAPES pelo financiamento (verba PROAP e bolsa de mestrado)

E a Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), departamentos de Biologia e Química, pela estrutura física e suporte técnico, sem o qual essa dissertação não poderia ser realizada.

Obrigado!

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura 1. Mapa esquemático do sistema de blocos sobre uma mancha de *Aechmea leptantha* (n = 76 bromélias) (08°02'33.1''S; 35°12'26''W). Em cada bloco (1x1 m, n=17) foram inseridos microcosmos (tubos Falcon - 50 ml) em três tratamentos aberto (A), filtro de 3 mm (B) e filtro 0,5 mm (C). UR = Umidade relativa do ar, T = Temperatura do ar média (°C)..... 23

Figura 2. Rarefação plotada com base na abundância de organismos aquáticos associados aos microcosmos de colonização nos tratamentos aberto (A), 3 mm (B) e 0,5 mm (C). Dados extrapolados para riqueza total (q0), exponencial do índice de entropia de Shannon (q1), inverso do índice de Simpson (q2)..... 25

Figura 3. Riqueza e abundância de microalgas, protistas, Rotifera, Crustacea e larvas de Diptera que colonizaram os tratamentos aberto (A), 3 mm (B) e 0,5 mm (C). Dados de abundância apresentados como \log_{10} . Apenas as formas adultas foram consideradas para o cálculo da riqueza de microcrustáceos, enquanto as formas juvenis (nauplius) foram consideradas no cálculo da abundância..... 26

Figura 4. PCoA plotada para a diversidade β turnover (A - β_{sim}) e nestedness (B - β_{sne}), para a comunidade de organismos aquáticos entre os tratamentos de exclusão aberto (A), filtro de 3 mm (B) e filtro de 0,5 mm (C). Volume médio = 30 ml..... 27

ARTIGO 2

Figura 1. A) Modelo esquemático do “arquipélago de bromélias” estabelecido no Refúgio da Vida Silvestre – Mata do Camucim, Pernambuco, Brasil (8°2'7.387" S; 35°11'16.646" W). B) Predições para riqueza, abundância e uniformidade de espécies com dispersão passiva e ativa em relação a área e o isolamento de manchas de bromélias..... 55

Figura 2. Riqueza (S) de organismos com dispersão passiva (A) e ativa (B) presentes no arquipélago de bromélias. Os organismos passivos foram divididos protistas (C); Rotifera (D); Crustacea (E) e bentos – Nematoda, Tardigrada, Collembola e Turbellaria (F)..... 58

Figura 3: Abundância (N) de organismos com dispersão passiva (A) e ativa (B) presentes no arquipélago de bromélias. Os organismos passivos foram divididos protistas (C), Rotifera (D), Crustacea (E) e bentos – Nematoda, Tardigrada, Collembola e Turbellaria (F)..... 58

Figura 4. Diversidade alfa da comunidade de organismos aquáticos associados a manchas de bromélias (ilhas) grandes e pequenas, sob isolamentos de 40, 80, 160 e 200 m a partir do continente e ao longo do tempo (88 dias). Riqueza total – S; Abundância – N; Diversidade Shannon – $q=1$; Riqueza rarefeita – S_n ; Probabilidade de encontro interespecífico – S_PIE 59

Figura 5. Riqueza rarefeita (S_n) de organismos com dispersão passiva (A) e ativa (B) presentes no arquipélago de bromélias. Os organismos passivos foram divididos protistas

(C), Rotifera (D), Crustacea (E) e bentos – Nematoda, Tardigrada, Collembola e Turbellaria (F).....	60
---	----

MATERIAL SUPLEMENTAR – ARTIGO 2

Figura S1. Boxplot dos dados de volume máximo (ml), altura (cm) e número de folhas para cada mancha do arquipélago. P: mancha pequena; G = mancha grande.....	70
---	----

APÊNDICE 1

Figura A1. NMDS plotada com dados de composição (presença e ausência) de organismos aquáticos que colonizam bromélias <i>Aechmea leptantha</i> (BR) e transportados pelos vetores de dispersão passiva: vento (VEN), chuva, propágulos aderidos a vegetação (VEG), forésia por macroinvertebrados (For.I) e forésia por vertebrados (anuros) (ARAÚJO et al., dados não publicados). Dados coletados na mesma localização (08°02'33.1''S; 35°12'26''W), Estação Ecológica de Tapacurá - PE.....	83
--	----

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1. Efeitos isolados do tratamento de exclusão sobre a riqueza e abundância da comunidade aquática associada a microcosmos de colonização em tanques de bromélias. Para o modelo linear de efeito misto utilizamos os blocos (1-17) como variável aleatória e a riqueza e a abundância de larvas de Diptera e Crustacea como covariáveis. Graus de liberdade = 2. Efeitos significativos em negrito ($p < 0,05$). RPP: Razão predador-presa..... 24

MATERIAL SUPLEMENTAR – ARTIGO 1

Tabela S1. Abundância (ind.ml^{-1}) dos organismos aquáticos associados aos tubos Falcon inseridos nos tanques centrais de bromélias *A. leptantha*. Dados apresentados para os tratamentos aberto (A), filtro 3 mm (B) e filtro 0,5 mm (C). Volume médio por tratamento - 30 ml..... 28

Tabela S2. Valores de PERMANOVA e betadisper para o *turnover* e *nestedness* sob efeitos dos filtros de exclusão e das co-variáveis riqueza e abundância de Diptera e Crustacea. Apenas as formas adultas foram consideradas para o cálculo da riqueza de Crustacea, enquanto as formas juvenis (nauplius) foram consideradas no cálculo da abundância de Crustacea..... 29

ARTIGO 2

Tabela 1. Sumário das hipóteses e predições para os efeitos da área e isolamento sobre espécies com dispersão ativa e passiva em manchas de bromélias *Aechmea fulgens*..... 56

Tabela 2. Efeitos isolados e interativos da área (mancha grande e pequena) e do isolamento (40, 80, 160 e 180 m) sobre a comunidade de organismos aquáticos associados com modelos lineares de efeito misto (lme – ANOVA). Sn: Riqueza rarefeita é uma medida para equitabilidade, uma vez que sumariza o possível efeito da abundância sobre a riqueza. S_PIE: probabilidade de encontro específico, define se as mudanças na equitabilidade são determinadas pela abundância relativa das espécies mais comuns. Graus de liberdade: área = 1; isolamento = 4, área-isolamento = 4. Efeitos significativos em negrito ($p < 0,05$)..... 57

MATERIAL SUPLEMENTAR – ARTIGO 2

Tabela S1. Abundância média e desvios para os tempos iniciais (t1-t2), médios (t3-t6) e finais (t7-t13) de organismos aquáticos associados a ilhas de bromélias em relação ao tamanho, grande (10 bromélias) e pequena (4 bromélias). (+) Táxons cujos valores de abundância foram apresentados no formato ind./ml . Para os demais grupos consideramos o número total de organismos em 30 ml. (*) grupo funcional que pode conter mais de uma espécie..... 61

Tabela S2. Abundância média e desvios para os tempos iniciais (t1-t2), médios (t3-t6) e finais (t7-t13) de colonização de organismos aquáticos associados a ilhas de bromélias

em relação ao isolamento (40 e 80 m) a partir do continente. (+) Táxons cujos valores de abundância foram apresentados no formato ind./ml. Para os demais grupos consideramos o número total de organismos em 30 ml. (*) grupo funcional que pode conter mais de uma espécie. 64

Tabela S3. Abundância média e desvios para os tempos iniciais (t1-t2), médios (t3-t6) e finais (t7-t13) de colonização de organismos aquáticos associados a ilhas de bromélias em relação ao isolamento (160 e 200 m) a partir do continente. (+) Táxons cujos valores de abundância foram apresentados no formato ind./ml. Para os demais grupos consideramos o número total de organismos em 30 ml. (*) grupo funcional que pode conter mais de uma espécie..... 67

Tabela. S4. Parâmetros ambientais e morfométricos médios para cada ilha estudada. Ilhas pequenas (P), Ilhas grandes (G). H: altura média, NF: número média de folhas, VTA – ml: volume total armazenado em ml, VMM – ml: volume máximo médio por bromélia em ml, CV – Coeficiente de variação do volume. A temperatura (°C) representa a média após as 13 amostragens. O pH foi mensurado apenas na última amostragem – 88 dias. CT – Continente, * NF foram apresentados com média (n=25), VM, foi apresentado como volume efetivo médio (n= 25 bromélias)..... 69

APÊNDICE 1

Tabela A1. Abundância relativa dos organismos aquáticos registrados em cinco fontes de dispersão distintas e em bromélias no Refúgio da Vida Silvestre Mata do Camocim. VEN: propágulos eclodidos em sedimento transportado pelo vento; CHUVA: amostras de água da chuva, VEG: propágulos eclodidos em sedimento aderido à vegetação; FI: forésia por macroinvertebrados; FV: forésia vertebrados (anuros) (Araújo, dados não publicados) e BR: bromélias. (*) Abundância tratada como ind.ml⁻¹. (+) dados de riqueza contabilizados após exclusão de nauplius de Cyclopoida e Harpacticoida e pulpa de Diptera..... 83

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	VI
LISTA DE TABELAS.....	VIII
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. OBJETIVOS.....	4
2.1. OBJETIVO GERAL.....	4
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	4
3. ARTIGO 1.....	10
DISPERSÃO AMPLIA A RIQUEZA, DIVERSIDADE E ABUNDÂNCIA EM AMBIENTES AQUÁTICOS ISOLADOS?	10
1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	15
3. RESULTADOS.....	18
4. DISCUSSÃO.....	19
FIGURAS E TABELAS.....	23
REFERÊNCIAS.....	30
6. ARTIGO 2.....	39
UM ARQUIPÉLAGO NA MATA ATLÂNTICA: APLICANDO A TEORIA DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS EM BROMÉLIAS-TANQUE.....	39
1. INTRODUÇÃO	41
2. MATERIAL E MÉTODOS	44
3. RESULTADOS.....	48
4. DISCUSSÃO.....	51
FIGURAS E TABELAS.....	55
REFERÊNCIAS.....	71
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	80
6. APÊNDICE 1	81

Medeiros, Ítalo Luã Silva Medeiros. Ms. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Fevereiro, 2020. (Comunidade aquática associada a bromélias: dispersão, colonização e a aplicabilidade da teoria de biogeografia de ilhas). Mauro de Melo Júnior, Thiago Gonçalves Souza

RESUMO

Os organismos aquáticos apresentam diferentes capacidades dispersivas que os permitem colonizar corpos hídricos isolados. Espécies com dispersão passiva, utilizam vetores externos como vento, chuvas ou animais para transportar propágulos, enquanto espécies com dispersão ativa selecionam ativamente habitats úmidos como refúgio, forrageio e oviposição. As comunidades associadas aos habitats aquáticos isolados nos tanques de bromélias são conectadas por dispersão e podem ser estudadas sob a perspectiva da teoria de metacomunidade. Esses modelos naturais permitem investigar a dinâmica espacial e temporal da diversidade e como ela responde aos modos de dispersão das espécies. A organização espacial das bromélias também permite estudá-las através da Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI), a qual propõe que a riqueza de espécies associadas é diretamente proporcional a área e inversamente proporcional ao isolamento. Porém, as extensões dessa teoria sugerem que espécies com tamanho corporal e níveis tróficos distintos respondem de forma específica a área e ao isolamento. Nesse sentido, investigamos a contribuição de distintos vetores de dispersão passiva para a comunidade associada as bromélias, testando se a exclusão dos vetores afeta a estrutura e diversidade da comunidade associada (capítulo 1). Em seguida, investigamos se o padrão de distribuição de espécies com dispersão passiva e ativa corrobora com as previsões propostas pela TBI e suas extensões (capítulo 2). No primeiro artigo, observamos que bromélias sob influência de maior fluxo de dispersão e mais vetores apresentam comunidades mais diversas, enquanto os microcosmos sob exclusão de vetores apresentam menor diversidade. Entretanto, além da dispersão, acreditamos que o efeito indireto da colonização de predadores também foi determinante para estrutura da comunidade associada. No segundo artigo, observamos que o efeito da área e isolamento afetam a riqueza e abundância de espécies com dispersão passiva ou ativa de formas distintas. Para espécies com dispersão passiva atmosférica, com menor tamanho corporal, a área determina os padrões de riqueza, enquanto o isolamento determina os padrões de abundância. Entretanto, espécies com dispersão ativa e passiva mediada por forésia apresentam uma relação positiva para a área e isolamento como prevê a teoria alométrica e trófica de biogeografia de ilhas. Esses resultados mostram que ambientes sob influência de distintas fontes de dispersão apresentam comunidades mais complexas e podem ajudar a prever como a diversidade de espécies com dispersão passiva e ativa é afetada pelo contexto espacial em ambientes aquáticos isolados.

Palavras-chave: metacomunidades, dispersão passiva, dispersão ativa, beta diversidade.

ABSTRACT

Aquatic organisms have different dispersive capacities to colonize isolated water bodies. Passive dispersers, use external vectors like wind, rain or animals to transport propagules, while active dispersers select humid habitats as a refuge, forage, and oviposition site. Isolated aquatic habitat, like bromeliads tanks, have associated communities connected by dispersion and can be studied from the perspective of the metacommunity theory. These natural models allow us to investigate the spatial and temporal dynamics of diversity and how it responds to the species' dispersal modes. The spatial organization of bromeliads also allows them to be studied under the Island Biogeography Theory (TBI), which proposes that the richness is positively correlated to the area and negatively correlated to the isolation. However, the theory's extensions suggest that species with different body size and trophic levels respond specifically to area and isolation. In this sense, we investigated the contribution of different passive dispersers vectors to the bromeliads community, testing whether the exclusion of the vectors affects the community structure and diversity (chapter 1). Then, we investigate whether the pattern of species distribution with passive and active dispersers corroborates with TBI predictions its extensions (chapter 2). In the first article, we observed that bromeliads under the influence of high dispersion flow and more vectors have more diverse communities, while microcosms under exclusion have lower diversity. However, besides dispersion, we believe that the indirect effect of predator colonization was also decisive for the community structure. In the second article, we observed that area and isolation affect the richness and abundance of passive and active dispersers in different ways. For those with passive atmospheric dispersion, with smaller body size, the area determines the patterns of richness, while isolation determines the patterns of abundance. However, active dispersers and phoresy dispersers have a positive relationship with area and isolation as predicted by the allometric and trophic theory of island biogeography. These results show that environments under the influence of different dispersion sources have complex communities and provide novels insights into how the diversity of passive and active dispersers is affected by the spatial context in isolated aquatic environments.

Key word: metacommunity, passive dispersal, active dispersal, beta diversity

1. INTRODUÇÃO GERAL

Em ecossistemas naturais, fatores bióticos e abióticos afetam o estabelecimento e sucesso populacional de muitas espécies, causando alterações na estrutura da comunidade e definindo sua amplitude de distribuição espacial (e.g. KITCHING, 2001). Além disso, espécies com distintos modos de dispersão contribuem para a aumento da biodiversidade, já que ampliam o fluxo genético entre populações e garantem colonização de novas espécies (BILTON et al., 2001). O poder dispersivo de cada espécie também reflete uma combinação de atributos funcional, como tamanho, estrutura corporal e posição trófica (BILTON et al., 2001; DE BIE et al., 2012). Comunidades associadas diferentes tipos de manchas de habitats (ex.: lagos, recifes de corais, fragmentos florestais e bromélias-tanque) apresentam padrões de diversidade funcional e trófica distintos, reguladas principalmente pelos eventos de migração e colonização das espécies (COOK et al., 2002; LEIBOLD et al., 2004; JOCQUÉ, FIELD, 2014; JACQUET et al., 2017). Define-se um ambiente insular como uma mancha de habitat embutida em um “mar” de habitat contrastante, como uma matriz aquática, terrestre ou área urbana (WHITTAKER et al., 2017).

A distribuição dos organismos entre habitats insulares pode ser estudada sob as perspectivas da Teoria de Biogeografia de Ilhas – TBI (MACARTHUR, WILSON, 1967) e suas extensões, Teoria Alométrica de Biogeografia de Ilhas – TATBI (JACQUET et al., 2017). Esses autores definem que as comunidades que habitam as ilhas são uma amostra daquelas encontradas no continente, logo a diversidade local é resultado da colonização por espécies externas e pela extinção local em cada ilha (MASSOL et al., 2017). A partir disso, a riqueza se baseia em dois fatores: as relações espécies-área e espécies-isolamento. Essas relações definem que habitats maiores tendem a apresentar maior riqueza que habitats menores, enquanto habitats mais isolados tendem a ter menor riqueza de espécies que habitats menos isolados. A interação entre a área e o isolamento e os atributos dos organismos (tamanho corporal e grupo funcional) também pode afetar a distribuição das espécies (KADMON, ALLOUCHE, 2007; GRAVEL et al., 2011; JACQUET et al., 2017). Além disso, nem todas as espécies percebem o espaço da mesma forma, já que as manchas de habitat não são as mesmas para organismos em níveis tróficos distintos (MASSOL et al., 2011) e que estas espécies apresentam habilidades dispersas específicas para colonizar novos habitats (LIMBERGER et al., 2019). Nesse sentido, a forma como a dispersão se comporta entre manchas é a principal força moduladora dos padrões de diversidade local e regional, como descrito pela teoria de metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004) e aplicáveis aos pressupostos da TBI.

Nas florestas neotropicais, as bromélias-tanque são organismos capazes de ampliar e multiplicar a biodiversidade local (BENZING, 2000; ROCHA et al., 2000). A presença de tanques em cada axila foliar e o acúmulo de água e detritos, propiciam condições favoráveis para que organismos completem seu ciclo de vida (KITCHING, 2000, 2001; FRANK, LOUNIBOS, 2009). Além disso, o tamanho das bromélias, as rápidas dinâmicas temporárias da comunidade e seu isolamento de outros corpos hídricos, a tornam habitats excelentes para testar teorias ecológicas (SRIVASTAVA et al., 2004). Exemplos dessas teorias englobam as previsões da teoria de metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004), as relações espécies-área e espécies-isolamento (MACARTHUR, WILSON, 1967; JACQUET et al., 2017), e as relações entre a heterogeneidade e a produtividade com a riqueza e abundância de espécies (JOCQUÉ, FIELD, 2014; BUOSI et al., 2015). Em habitats aquáticos, organismos com dispersão ativa podem superar facilmente as barreiras de isolamento enquanto espécies com dispersão passiva, estariam mais isoladas espacialmente (SRIVASTAVA et al., 2004; FRANK, LOUNIBOS, 2009; JOCQUÉ, FIELD, 2014). Através do transporte passivo, organismos podem ser dispersos por vetores atmosféricos, vento e chuva (MAGUIRE, 1963; VANSCHOENWINKEL et al., 2008a,b) e o transporte forético, acontece quando organismos não parasitas se fixam na superfície corporal externa, ou interna, de outros animais (LOPEZ et al., 2002; SABAGH, ROCHA, 2014). Microalgas, protistas, platelmintos, nematoides, rotíferos, anelídeos, tardígrados, colémbolos e microcrustáceos (MAGUIRE, 1963; REID, JANETZKY, 1996; OSPINA-BAUTISTA et al., 2004; DUARTE et al., 2013; JOCQUE et al., 2013; RAMOS et al., 2019) podem requerer um ou mais vetores passivos durante sua dispersão e colonização em bromélias. Enquanto alguns grupos podem utilizar apenas uma rota específica para migrar entre bromélias, como observado para o Ostracoda *Elpidium* (LITTLE; HEBERT, 1996; PINTO; JOCQUÉ, 2013).

Sob uma escala global, as mudanças climáticas representam uma série de estresses ambientais, como o aumento da temperatura e a concentração de CO₂, além de alterações na frequência e intensidade de secas, chuvas, tempestades de vento e queimadas em diversos ecossistemas (IPCC, 2014). Habitats aquáticos isolados e os organismos associados são naturalmente mais sensíveis as mudanças climáticas, uma vez que os habitats podem desaparecer em resposta ao aumento da temperatura e as mudanças na dinâmica de chuvas. Essas mudanças ambientes limitam os processos de migração e distribuição das espécies aquáticas ou com fases aquáticas (WOODWARD et al., 2010). As interações entre as espécies também são afetadas, espécies em nível trófico mais elevados sendo mais susceptíveis a essas

mudanças, o que provoca efeitos em cascata nas comunidades associadas (ESTES et al., 2011; ROMERO et al., 2016; ANTIQUEIRA et al., 2018). Em seu ambiente natural, os microcosmos das bromélias respondem diretamente as alterações ambientais na matriz vegetal adjacente, os quais modificam as interações bióticas e a estrutura abiótica dos fitotelmatas. Mudanças no volume de água acumulado, na arquitetura foliar entre diferentes espécies e o grau de incidência de luz solar também são importantes moduladores na estruturação da comunidade associada (LOPEZ et al., 1998; ARMBRUSTER et al., 2002; LOPEZ et al., 2009; DÉZERALD et al., 2014, 2017; PETERMANN et al., 2015; RANGEL et al., 2017; BUSSE et al., 2018). A partir disso, é possível inferir que mudanças climáticas e ações antrópicas diretas representam um risco iminente para a comunidade associada as bromélias (ROCHA et al., 2004). Um exemplo pode ser observado pela redução na diversidade de invertebrados associada a morte de bromélias em zonas assoladas por fortes furações (RICHARDSON et al., 2015). No nordeste do Brasil, a ação antrópica histórica sobre diversas fitofisionomias, principalmente a Mata Atlântica, podem afetar negativamente as populações de bromélias locais e com elas uma larga porção da diversidade biológica ainda pouco conhecida (ROCHA et al., 2004).

No presente estudo, nós investigamos a contribuição de diferentes fontes de organismos aquáticos na estrutura da comunidade associada a bromélias-tanque. Testando se o bloqueio experimental desses vetores de dispersão altera a estrutura da comunidade aquática (Cap. 1). Os resultados obtidos através desse estudo empírico foram utilizados para embasar a segunda etapa da nossa pesquisa. A qual propõe testar se o tamanho e isolamento de manchas de bromélias influenciam os padrões de diversidade e abundância de organismos com dispersão passiva ou ativa (Cap. 2).

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

Avaliar os processos de dispersão e colonização testando as predições da teoria de biogeografia de ilhas sobre a comunidade aquática associada a bromélias

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Investigar quais são os vetores que participam do processo dispersão de organismos aquáticos em tanques de bromélias.
- Testar o efeito da dispersão sobre a estrutura da comunidade de organismos aquáticos associados a bromélias.
- Testar a influência da área e do isolamento de manchas de bromélias na diversidade e abundância de organismos aquáticos associados.

REFERÊNCIAS

ARMBRUSTER, P.; HUTCHINSON, R. A.; COTGREAVE, P. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. **Oikos**, v. 96, n. 2, p. 225–234, 2002.

ANTIQUERA, P. A. P.; PETCHEY, O. L.; ROMERO, G. Q. Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. **Ecology Letters**, v. 21, n. 1, p. 72–82, 2018.

BENZING, D. H. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. **Cambridge University Press**, p. 708, 2000.

BILTON, D. T.; FREELAND, J. R.; OKAMURA, B. Dispersal in Freshwater Invertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 159–181, 2001.

BUSSE, A.; ANTIQUERA, P. A. P.; NEUTZLING, A. S.; WOLF, A. M.; ROMERO, G. Q.; PETERMANN, J. S. Different in the dark: The effect of habitat characteristics on community composition and beta diversity in bromeliad microfauna. **PLoS ONE**, v. 13, n. 2, p. 1–20, 2018.

BUOSI, P. R. B.; CABRAL, A. F.; UTZ, L. R. P.; VIEIRA, L. C. G.; VELHO, L. F. M. Effects of seasonality and dispersal on the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata in riparian vegetation of a large tropical river. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 62, n. 6,

p. 737–749, 2015.

COOK, W. M.; LANE, K. T.; FOSTER, B. L.; HOLT, R. D. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. **Ecology Letters**, v. 5, n. 5, p. 619–623, 2002.

DE BIE, T.; DE MEESTER, L.; BRENDONCK, L.; MARTENS, K.; GODDEERIS, B.; ERCKEN, D.; HAMPEL, H.; DENYS, L.; VANHECKE, L.; VAN DER GUCHT, K.; VAN WICHELEN, J.; VYVERMAN, W.; DECLERCK, S. A. J. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 740–747, 2012.

DÉZERALD, O.; LEROY, C.; CORBARA, B.; DEJEAN, A.; TALAGA, S.; CÉRÉGHINO, R. Environmental drivers of invertebrate population dynamics in Neotropical tank bromeliads. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 2, p. 229–242, 2017.

DÉZERALD, O.; TALAGA, S.; LEROY, C.; CARRIAS, J. F.; CORBARA, B.; DEJEAN, A.; CÉRÉGHINO, R. Environmental determinants of macroinvertebrate diversity in small water bodies: Insights from tank-bromeliads. **Hydrobiologia**, v. 723, n. 1, p. 77–86, 2014.

DUARTE, G. S. C.; ALVES, G. M.; LANSAC-TÔHA, F. M.; VELHO, L. F. M.; LANSAC-TÔHA, F. A. Flagellate protist abundance in phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae) in the upper Paraná river basin. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 35, n. 4, p. 491–498, 2013.

ESTES, J. A.; TERBORGH, J.; BRASHARES, J. S.; POWER, M. E.; BERGER, J.; BOND, W. J.; CARPENTER, S. R.; ESSINGTON, T. E.; HOLT, R. D.; JACKSON, J. B. C.; MARQUIS, R. J.; OKSANEN, L.; OKSANEN, T.; PAINE, R. T.; PIKITCH, E. K.; RIPPLE, W. J.; SANDIN, S. A.; SCHEFFER, M.; SCHOENER, T. W.; SHURIN, J. B.; SINCLAIR, A. R. E.; SOULÉ, M. E.; VIRTANEN, R.; WARDLE, D. A. Trophic downgrading of planet earth. **Science**, v. 333, n. 6040, p. 301–306, 2011.

FRANK, J. H.; LOUNIBOS, L. P. Insects and allies associated with bromeliads: a review. **Terrestrial Arthropod Reviews**, v. 1, n. 2, p. 125–153, 2009.

GRAVEL, D.; MASSOL, F.; CANARD, E.; MOUILLOT, D.; MOUQUET, N. Trophic theory of island biogeography. **Ecology Letters**, v. 14, n. 10, p. 1010–1016, 2011.

IPCC. **Climate Change 2014: Synthesis Report**. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change (eds.), Geneva, Switzerland, pp. 151, 2014.

- JACQUET, C.; MOUILLOT, D.; KULBICKI, M.; GRAVEL, D. Extensions of Island Biogeography Theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. **Ecology Letters**, v. 20, n. 2, p. 135–146, 2017.
- JOCQUÉ, M.; FIELD, R. Aquatic invertebrate communities in tank bromeliads: How well do classic ecological patterns apply? **Hydrobiologia**, v. 730, n. 1, p. 153–166, 2014.
- JOCQUÉ, M.; FIERS, F.; ROMERO, M.; MARTENS, K. Crustacea in phytotelmata: a global overview. **Journal of Crustacean Biology**, v. 33, n. 4, p. 451–460, 2013.
- KADMON, R.; ALLOUCHE, O. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. **The American Naturalist**, v. 170, n. 3, p. 443–454, 2007.
- KITCHING, R. L. **Food Webs and Container Habitats: the natural history and ecology of phytotelmata**. Cambridge University Press. p. 447, 2000.
- KITCHING, R. L. FOODWEBS IN PHYTOTELMATA: “Bottom-Up” and “Top-Down” explanations for community structure. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 729–760, 2001.
- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.
- LIMBERGER, R.; PITT, A.; HAHN, M. W.; WICKHAM, S. A. Spatial insurance in multi-trophic metacommunities. **Ecology Letters**, v. 22, n. 11, p. 1828–1837, 2019.
- LITTLE, T. J.; HEBERT, P. D. N. Endemism and ecological islands: The ostracods from Jamaican bromeliads. **Freshwater Biology**, v. 36, n. 2, p. 327–338, 1996.
- LOPEZ, L. C. S.; D’ELIAS, A. M. A.; IGLESIAS, R. Fatores que controlam a riqueza e a composição da fauna aquática em tanques da bromélia *Aechmea bromelifolia* (Rudge) Baker, na restinga de Jacapepiá - Saquarema/RJ. **Oecologia Brasiliensis**, v. 5, p. 91–100, 1998.
- LOPEZ, L. C. S.; DA NÓBREGA ALVES, R. R.; RIOS, R. I. Micro-environmental factors and the endemism of bromeliad aquatic fauna. **Hydrobiologia**, v. 625, n. 1, p. 151–156, 2009.

- LOPEZ, L. C. S.; GONÇALVES, D. A.; MANTOVANI, A.; RIOS, R. I. Bromeliad ostracods pass through amphibian (*Scinax perpusillus*) and mammalian guts alive. **Hydrobiologia**, v. 485, n. 0, p. 209–211, 2002.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O.. An equilibrium theory of island biogeography. Princeton. 1967.
- MAGUIRE JR., B. The Passive Dispersal of Small Aquatic Organisms and Their Colonization of Isolated Bodies of Water. **Ecological Monographs**, v. 33, n. 2, p. 161–185, 1963.
- MASSOL, F.; DUBART, M.; CALCAGNO, V.; CAZELLES, K.; JACQUET, C.; KÉFI, S.; GRAVEL, D. Island biogeography of food webs. **Advances in Ecological Research**, v. 56, p. 183–262, 2017.
- MASSOL, F., GRAVEL, D., MOUQUET, N., CADOTTE, M.W., FUKAMI, T., LEIBOLD, M.A. Linking ecosystem and community dynamics through spatial ecology. **Ecology Letters**, 14, 313–323. 2011.
- OSPINA-BAUTISTA, F.; ESTÉVEZ, J.; BETANCUR, J.; REALPE, E. Estructura Y Composición de la comunidad de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* baker (Bromeliaceae) en un bosque alto andino colombiano. **Acta Zoológica Mexicana**, v. 20, n. 153–166, p. 153–166, 2004.
- PETERMANN, J. S.; KRATINA, P.; MARINO, N. A. C.; MACDONALD, A. A. M.; SRIVASTAVA, D. S. Resources alter the structure and increase stochasticity in bromeliad microfauna communities. **PLoS ONE**, v. 10, n. 3, p. 1–16, 2015.
- PINTO, R. L.; JOCQUÉ, M. A new species of Elpidium (Crustacea, Ostracoda) from bromeliads in Cusuco National Park, Honduras. **ZooKeys**, v. 313, p. 45–59, 2013.
- RAMOS, G. J. P.; DO NASCIMENTO MOURA, C. W. Algae and cyanobacteria in phytotelmata: diversity, ecological aspects, and conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, n. 7, p. 1667–1697, 2019.
- RANGEL, J. V.; ARAÚJO, R. E. S.; CASOTTI, C. G.; COSTA, L. C.; KIFFER, W. P.; MORETTI, M. S. Assessing the role of canopy cover on the colonization of phytotelmata by aquatic invertebrates: An experiment with the tank-bromeliad *Aechmea lingulata*. **Journal of Limnology**, v. 76, n. 2, p. 230–239, 2017.
- REID, J. W.; JANETZKY, W. Colonization of Jamaican bromeliads by *Tropocyclops jamaicensis* n . sp . (Crustacea: Copepoda: Cyclopoida). **Invertebrate Biology**, v. 115, n. 4, p.

305–320, 1996.

RICHARDSON, M. J.; RICHARDSON, B. A.; SRIVASTAVA, D. S. The stability of invertebrate communities in bromeliad phytotelmata in a rain forest subject to hurricanes. **Biotropica**, v. 47, n. 2, p. 201–207, 2015.

ROCHA, C. F. D. Da; COGLIATTI-CARVALHO, L.; ALMEIDA, D. R.; FREITAS, A. F. N. Bromeliads: Biodiversity amplifiers. **Journal of the Bromeliad Society**, v. 50, n. 2, p. 81–83, 2000.

ROCHA, C. F. D. da; COGLIATTI-CARVALHO, L.; NUNES-FREITAS, A. F.; ROCHA-PESSÔA, T. C.; DIAS, A. dos S.; ARIANI, C. V.; MORGADO, L. N. Conservando uma longa porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae. **Vidália**, v. 2, n. 1, p. 52–68, 2004.

ROMERO, G. Q.; PICCOLI, G. C. O.; DE OMENA, P. M.; GONÇALVES-SOUZA, T. Food web structure shaped by habitat size and climate across a latitudinal gradient. **Ecology**, v. 97, n. 10, p. 2705–2715, 2016.

SABAGH, L. T.; ROCHA, C. F. D. Bromeliad treefrogs as phoretic hosts of ostracods. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 6, p. 493–497, 2014.

SRIVASTAVA, D. S.; KOLASA, J.; BENGTSSON, J.; GONZALEZ, A.; LAWLER, S. P.; MILLER, T. E.; MUNGUIA, P.; ROMANUK, T.; SCHNEIDER, D. C.; TRZCINSKI, M. K. Are natural microcosms useful model systems for ecology? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 7, p. 379–384, 2004.

VANSCHOENWINKEL, B.; GIELEN, S.; SEAMAN, M.; BRENDONCK, L. Any way the wind blows - Frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. **Oikos**, v. 117, n. 1, p. 125–134, 2008a.

VANSCHOENWINKEL, B.; GIELEN, S.; VANDEWAERDE, H.; SEAMAN, M.; BRENDONCK, L. Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. **Ecography**, v. 31, n. 5, p. 567–577, 2008b.

WHITTAKER, R. J.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M.; MATTHEWS, T. J.; BORREGAARD, M. K.; TRIANTIS, K. A. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. **Science**, v. 357, n. 6354, 2017.

WOODWARD, G.; PERKINS, D. M.; BROWN, L. E. Climate change and freshwater ecosystems: Impacts across multiple levels of organization. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1549, p. 2093–2106, 2010.

3. ARTIGO 1

DISPERSÃO AMPLIA A RIQUEZA, DIVERSIDADE E ABUNDÂNCIA EM AMBIENTES AQUÁTICOS ISOLADOS?

Ítalo L.S. Medeiros¹, Jéssika, R. S. Andrade¹, Thiago Gonçalves-Souza², Gustavo Q. Romero³, Diane S. Srivastava⁴ e Mauro Melo Júnior¹

1. Laboratório de Ecologia do Plâncton, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

2. Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

3. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, Brasil

4. Biodiversity Research Centre and Department of Zoology, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canadá

Resumo

Estudos com metacomunidades historicamente tratam a dispersão como principal determinante da diversidade local e regional entre manchas de *habitat*. Isolar vetores de dispersão passiva (atmosférica e forésia) e conectar tais mecanismos ao contexto de metacomunidades pode auxiliar a descrição dos padrões espaciais de diversidade. Indiretamente, o efeito da colonização de predadores também pode alterar os padrões de diversidade espacial. Para avaliar a influência diferencial desses fatores, nós, experimentalmente, construímos um gradiente de exclusão de vetores de dispersão passiva em microcosmos inseridos nos tanques centrais de bromélias fitotelmatas. Como esperado, a riqueza e diversidade mostraram uma relação positiva com o fluxo de dispersão e a influência dos vetores de dispersão. Porém, acreditamos que a maior colonização de predadores (maior razão predador-presa) foi o principal determinante para a estrutura registrada com a redução parcial da influência de vetores de forésia (filtro de 3 mm). Sob forte exclusão dos vetores foréticos (filtro de 0,5 mm) e a colonização por fontes atmosféricas, a redução da riqueza e diversidade foi ainda maior. Dentre os grupos de predadores, apenas a presença microcrustáceos influenciou os padrões de riqueza e abundância de outras espécies com dispersão passiva. Os componentes da diversidade beta (*turnover* e *nestedness*) não foram afetados pelos tratamentos, sugerindo que o fluxo de dispersão e a influência de distintos vetores não afetam significativamente a configuração da diversidade em escala regional. Nosso estudo traz novas perspectivas sobre a importância e os efeitos de distintos vetores de dispersão sobre a estrutura de metacomunidades associadas à bromélias.

Palavras-chave: metacomunidades, forésia, dispersão ativa, dispersão passiva, bromélias

Abstract

Metacommunities studies have historically treated dispersion as the main determinant of local and regional diversity among habitat patches. Isolating passive dispersion vectors (atmospheric and phoresy) and connecting these mechanisms to the context of metacommunities can help describe spatial patterns of diversity. Indirectly, the effect of predator colonization can also alter patterns of spatial diversity. To evaluate the differential influence of these factors, we experimentally constructed a gradient of exclusion of passive dispersal vectors in microcosms inserted in the central tanks of phytotelmata bromeliads. As expected, richness and diversity showed a positive relationship with the dispersion flow and the influence of the dispersion vectors. However, we believe that higher colonization of predators (high predator-prey ratio) was the main community driver registered with the reduction of phoretic vectors (3 mm filter). Under the strong phoretic exclusion (0.5 mm filter) and colonization by atmospheric vectors, the reduction in richness and diversity was higher. Among predators, only the presence of microcrustaceans influenced the patterns of richness and abundance of passive dispersers. The treatments do not affect the beta diversity components (*turnover* and *nestedness*), suggesting that the dispersion flow and the influence of different vectors do not significantly affect the diversity configuration on a regional scale. Our study brings new perspectives on the importance and effects of different dispersion vectors on the structure of bromeliads metacommunities.

Key-words: metacommunity, phoresy, active dispersal, passive dispersal, bromeliad

1. INTRODUÇÃO

Na natureza, comunidades locais são sistemas abertos continuamente influenciadas pelos habitats adjacentes. O fluxo de organismos entre os habitats, ou “fluxo de massa”, ocorre por diferenças no tamanho das populações e sempre resulta em incremento no número de espécies local (diversidade alfa) (SHMIDA e WILSON 1985). Quando se engloba áreas adjacentes, o fluxo de massa resulta em dissimilaridades entre os habitats, determinando a diversidade regional (beta). Porém, o real efeito da dispersão para a diversidade alfa e beta varia em relação ao tipo de sistema estudado e a velocidade de transporte dos organismos entre os habitats (SCHMIDA e WILSON 1985, MOUQUET e LOREAU 2002). Por exemplo, em habitats com menor dispersão, a beta diversidade tende a ser menor, uma vez que algumas espécies são excluídas por espécies mais competitivas (KNEITEL e MILLER 2003). Com o aumento da taxa de migração (dispersão intermediária), a beta diversidade aumenta. Isso ocorre devido a diferenciação no nicho regional das espécies, que permite que tanto aquelas abundantes quanto as raras consigam colonizar e coexistir no mesmo habitat (MOUQUET e LOREAU 2002). Por outro lado, sob um alto fluxo de dispersão, a diversidade beta decresce, pois as comunidades passam a se tornar homogêneas (MOUQUET e LOREAU 2002, KNEITEL e MILLER 2003). Sob essa perspectiva, a teoria de metacomunidades nos permite estudar quais processos (e.g. fluxo de massa) influenciam comunidades locais conectadas por dispersão e como eles explicam os padrões de distribuição das espécies (LEIBOLD et al. 2004). Habitats aquáticos continentais são exemplos de ecossistema modelo para a teoria de metacomunidades. Uma vez que as espécies associadas se dispersam ativa ou passivamente para vencer a matriz terrestre adjacente e colonizar novos ambientes (BILTON et al. 2001; INCAGNOME et al. 2015). A distância percorrida pelas espécies aquáticas é afetada pelos vetores de dispersão passiva (e.g. vento, chuvas ou animais) e a capacidade de movimentação de animais com dispersão ativa (DE MEESTER et al. 2002, DE BIE et al. 2012). Logo, o modo de dispersão também é capaz de influenciar os padrões de diversidade alfa e beta entre os habitats, como já observado para lagoas naturais e artificiais (GIANUCA et al. 2017, HILL et al. 2017, SOININEN et al. 2018). Entretanto, para habitats aquáticos menores (e.g. fitotelmatas), a influência da dispersão sobre a diversidade e estrutura da comunidade permanece subinvestigada (GENAME e MONGÉ-NÁREJA 2012, MONGE-NÁREJA e GENAME 2014, JOCQUÉ e FIELD 2014, BUOSI et al. 2015).

Embasados pela teoria de metacomunidades, a relação que existe entre a dispersão e a sua influência sobre a diversidade alfa e beta fornece ferramentas que ampliam a compreensão

dos mecanismos que afetam a distribuição espacial das espécies (LEIBOLD et al. 2004, GIANUCA et al. 2017, MORI et al. 2018). Por exemplo, podemos analisar a dissimilaridade na composição de espécies entre os habitats avaliando os componentes da beta diversidade. O termo β *turnover* expressa que a dissimilaridade é resultado de substituições nas identidades (ou abundância relativa) das espécies. Enquanto, β *nestedness* expressa que a dissimilaridade pode resultar de um habitat com poucos taxa sendo um subconjunto de outro habitat com maior número de taxa (BASELGA 2010, LEGENDRE 2014). Porém, devido à dificuldade de avaliar a dispersão no ambiente natural, utilizar experimentos é uma alternativa que permite controlar os efeitos da dispersão em metacomunidades e acessar de forma direta os padrões de riqueza e diversidade que são gerados (KNEITEL e MILLER 2003, LOGUE et al. 2011). Em lagoas experimentais isoladas, alta taxa de dispersão permite que as espécies rastreiem e colonizem habitats adequados. Isso amplia a importância do β *turnover* para a comunidade zooplânctônica em escala regional, sob paisagens heterogêneas. Mas, sob paisagens homogêneas, o β *nestedness* é mais importante, pois a alta dispersão define uma comunidade como um subconjunto de outra comunidade. Por outro lado, sob habitats com maior conectividade, o fluxo de espécies com dispersão passiva se torna maior, aumentando a importância do componente β *nestedness* (GIANUCA et al. 2017). Quando considerado a comunidade total, incluindo espécies com dispersão passiva e ativa, o β *turnover* é mais significativo (LEIBOLD et al. 2004, HILL et al. 2017). Em habitats efêmeros, mais isolados e sob condições ambientes extremas (e.g. fitotelmatas), os efeitos do β *turnover* e do β *nestedness* sobre a diversidade de organismos ainda são limitados (LECRAW et al. 2014).

Nas comunidades de ecossistemas aquáticos continentais, espécies com dispersão ativa (macroinvertebrados e pequenos vertebrados) apresentam em desenvolvimento cognitivo maior e selecionam de forma eficiente habitats favoráveis. Isso amplia a distribuição do grupo, mas estabelece uma fraca estruturação espacial (SHURIN et al. 2009, DE BIE et al. 2012, HEINO et al. 2015, GUZMAN et al. 2019). De forma distinta, as espécies com dispersão passiva necessitam de vetores externos, que transportam suas formas de resistência (e.g. cistos, ovos = propágulos) por rotas difusas (WATANABE 2006, DE BIE et al. 2012, PINCEEL et al. 2016). Vetores atmosféricos dispersam os propágulos pelo vento, junto a poeira, e então os depositam através das chuvas (MAGUIRE 1963, FINLAY et al. 2002, INCAGNONE et al. 2015). Esse mecanismo transporta grande número de propágulos com alta estocasticidade. A ausência de dispersão direcional define esse mecanismos como menos eficientes na distribuição das espécies (JENKINS e UNDERWOOD 1998, CÁCERES e SOLUK 2002, BOHONAK e JENKINS 2003, FOISSNER 2007, LOPES et al. 2016, FONTANETO 2019). As espécies com

dispersão atmosférica, principalmente microalgas, protistas e rotíferos, tendem a compor a base de teias tróficas aquáticas por serem mais generalistas (LOPES et al. 2016, GRAVEL et al. 2011). Outra parcela da comunidade aquática pode se aderir à superfície corporal de animais maiores e se dispersar via forésia (MAGUIRE 1963, FINLAY et al. 2002, INCAGNONE et al. 2015). Como os organismos se aproveitam da maior capacidade de movimentação dos animais para colonizar novos habitats aquáticos, esse mecanismo é considerado mais eficiente na distribuição espacial (BILTON et al. 2001). Espécies que se dispersam por forésia tendem a ser mais especialistas, como é caso dos microcrustáceos (micropredadores) (LOPEZ et al. 1999, GRAVEL et al. 2011, SABAGH e ROCHA 2014, ARAÚJO et al. 2019). Ainda assim, não podemos desconsiderar que diversos filtros ambientais podem limitar a colonização e manutenção dessas populações (THOMPSON e TOWNSEND 2006, DE BIE et al. 2012). Por exemplo, o aumento da colonização de fortes competidores ou predadoras de topo (e.g. macroinvertebrados) via dispersão ativa, também afeta a estruturação das comunidades aquáticas e tende a minimizar os efeitos da dispersão passiva (ler KNEITEL e MILLER 2003; GUZMAN et al. 2019).

Em florestas neotropicais úmidas, o acúmulo de água e detritos nos tanques de bromélias criam um habitat ideal para o estabelecimento de diversas espécies de invertebrados (DUARTE et al. 2013, JOCQUÉ et al. 2013, LEROY et al. 2016, RAMOS e MOURA 2019). Devido aos rápidos ciclos de vida, o tamanho reduzido das populações e a importância da dispersão na manutenção do sistema, é possível avaliar precisamente como se estrutura a metacomunidade associada (SRIVASTAVA 2004). Em bromélias e outros fitotelmatas, as principais vias utilizadas para colonização são: (i) transporte pelo vento, que deposita propágulos carregados de outros corpos hídricos para os tanques; (ii) transporte pela chuva, que além de carregar propágulos do ar, lavam a vegetação próxima aos tanques e carregam os organismos aderidos; (iii) propágulos aderidos à vegetação que caem nos tanques junto aos detritos; (iv) forésia e (v) dispersão ativa - com a oviposição de macroinvertebrados e anuros (GENAME e MONGE-NÁJERA 2012). Acredita-se que a dispersão por forésia, realizada sobretudo por anuros, é o mecanismo mais importante para colonização nos tanques, uma vez que registra microalgas, rotíferos, oligoquetos e microcrustáceos (LOPEZ et al. 1999, LOPEZ et al. 2002, SABAGH e ROCHA 2014, ARAÚJO et al. 2019). Por outro lado, pouco se conhece sobre a real contribuição da dispersão atmosférica na estrutura desses microhabitats, tanto em relação às espécies transportadas quanto a sua taxa de colonização (MAGUIRE 1963, RAMOS e MOURA 2019).

Neste estudo, nós, experimentalmente, investigamos a contribuição de vetores de dispersão passiva sobre a estrutura e diversidade da comunidade de organismos aquáticos associados a bromélias. Para isso, construímos três tratamentos de exclusão para limitar a influência dos vetores aos microcosmos de colonização inseridos em bromélias-tanque. Os tratamentos variam entre completamente abertos ou cobertos com filtros de 3 ou 0,5 mm. Os abertos sob influência de todas os vetores de dispersão e os cobertos limitando a influência dos vetores animais, garantindo a influência apenas dos vetores atmosféricos. Nesse sentido, para os microcosmos com filtros mais restritivos, ou seja, sob menor dispersão, nós esperamos uma redução da diversidade alfa (e.g. riqueza e abundância). Enquanto sob maior dispersão, pela influência de mais vetores, nós esperamos registrar maior diversidade alfa. Além disso, investigamos se a colonização de predadores generalistas também influencia os padrões de diversidade e como os tratamentos afetam a dispersão em escala de metacomunidade (regional). Como cada vetor transporta diferentes grupos aquáticos, nós esperamos que a composição seja distinta entre os tratamentos. Além disso, devido ao isolamento espacial dos microcosmos, prevemos uma maior contribuição do turnover para a beta diversidade, uma vez que a taxa de colonização por múltiplas vetores pode ser alta o suficiente para causar mudanças na composição entre os tratamentos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e organismos

Nós conduzimos o estudo na Reserva da Vida Silvestre Mata do Camucim (08°02'33,1''S; 35°12'26''W), uma área de proteção integral de Floresta Estacional Semidecidual (Mata Atlântica). Essa região integra o Centro de Endemismo de Pernambuco e é dominada pelas famílias botânicas Bignoniaceae, Fabaceae, Malvaceae e Myrtaceae (CPRH 2017). O clima local é tropical com verão seco e a temperatura anual média varia entre 24-26 °C. A precipitação anual média varia entre 700-1500 mm, com chuvas concentradas entre maio e julho, e período seco entre setembro e dezembro (ALVARES et al. 2013). Selecionamos a bromélia *Aechmea leptantha* (Harms) Leme & J.A. Siqueira como fitotelmata alvo devido a sua maior abundância na reserva e seu maior porte (considerando altura, volume armazenado e diâmetro do tanque central). Em florestas úmidas, a comunidade aquática com dispersão passiva é representada por microalgas (e.g., cianobactérias e diatomáceas), protistas ciliados e flagelados, nematoides, oligoquetos, planárias, rotíferos e microcrustáceos (Copepoda e Ostracoda). Macroinvertebrados, com dispersão ativa, são representados pelos estágios larvais

de Coleoptera (MILLIGER et al. 1971), Odonata, Diptera (MARTIN e GERECKE 2009) e Trichoptera (STEWART e SCHLINCHTING 1966; REVILL et al. 1967). Registros de pequenos anuros Hylidae são frequentes nas bromélias locais, já que utilizam as manchas como local de abrigo e forrageiro (ARAÚJO et al. 2019). Tanto macroinvertebrados quanto anuros são potenciais dispersores foréticos dos microinvertebrados associados (ver referências citadas acima).

2.2 Desenho experimental e testes de dispersão

Selecionamos a maior mancha de *A. leptantha* ($n = 76$ bromélias), montamos 14 blocos conjugados (quadrante de 1x1 m) e três blocos isolados, distando entre 1 e 2 m da mancha maior (Figura 1). Cada bloco contém entre 3 e 5 bromélias e apresenta uma réplica espacial de tratamento de exclusão. As três bromélias selecionadas para abrigar os microcosmos apresentaram tanques centrais de diâmetro similar (8 ± 2 cm). Optamos por utilizar apenas os tanques centrais, uma vez que estes tendem a apresentar maior incidência de radiação solar e maior interceptação de matéria orgânica (BROUARD et al. 2011).

Construímos cada microcosmo de colonização com tubos Falcon (50 ml) seguindo o modelo descrito por Amundrud e Srivastava, (2015) e Petermann et al. (2015). Para permitir a passagem contínua de água e nutrientes dos fitotelmatas para os microcosmos, confeccionamos uma janela lateral (quadrado 1x1 cm) na base de cada tubo e a vedamos com rede de plâncton de 20 μ m de abertura. Os microcosmos estão divididos em três tratamentos com base na influência dos vetores: aberto (A), o qual apresentam abertura de 3 cm de diâmetro e que permite a entrada de todos os vetores de dispersão; filtro de 3 mm (B), o qual bloqueia os vetores de forésia (anuros e invertebrados > 3 mm) e fragmentos da vegetação; e filtro de 0,5 mm (C), que bloqueia todos os vetores de dispersão passiva, exceto o vento e chuva. Todos os microcosmos foram higienizados antes da experimentação com hipoclorito de sódio (5%) (ANTIQUERA et al. 2018). O experimento se estendeu ao longo de 30 dias, durante a estação seca de 2018 e, após esse período, todos os microcosmos foram removidos do tanque central, lavados com água destilada e o conteúdo fixado com formol a 4%. O período de experimentação apresentou precipitação irregular, acumulando máximo de 144,8 mm, enquanto a umidade e a temperatura média do ar foram de $49 \pm 5.5\%$ e $32^\circ \pm 0,8^\circ$ C, respectivamente (APAC 2018).

Ao longo do período de experimentação, também investigamos os propágulos transportados pelo vento, chuvas, aderidos à vegetação e à macroinvertebrados na mesma mancha de bromélias (Apêndice 1). Também obtivemos dados da forésia realizada por anuros bromelícolas a partir de um banco de dados coletados na mesma área de estudo (ARAÚJO et

al., dados não publicados). Avaliamos a contribuição dos vetores de dispersão passiva na estrutura da comunidade encontrada nas bromélias locais através da similaridade na composição entre a comunidade transportada e a estabelecida nos tanques de *A. leptantha*. Antes do início do experimento, coletamos água em seis tanques pelo método de pipetagem (mangueira acoplada a uma seringa – DERRAIK 2009).

2.3 Análises biológicas

Todas as amostras foram analisadas integralmente em câmaras de Sedgewick-Rafter sob microscópio óptico. Os organismos aquáticos foram identificados ao menor nível taxonômico possível, com base nas seguintes bibliografias: protistas ciliados (LUBEL et al. 1990), tecamebas (GOMES-E-SOUZA 2008), planárias (KOLASA e TYLES 2010); Rotifera Bdelloidea (FONTANETO e RICCI 2004); Rotifera Monogononta (KOSTE 1978, SEGERS 2007); Copepoda Cyclopoida (REID 1985) e Harpacticoida (POR e HADEL 1986) e macroinvertebrados aquáticos (MUGNAI et al. 2010). Para microalgas, foi solicitado o auxílio de especialistas. O material biológico foi depositado na Coleção de Zooplâncton da Universidade Federal Rural de Pernambuco.

2.4 Análises estatísticas

A comunidade estabelecida em cada tratamento após a experimentação foi tratada quanto à riqueza, abundância e diversidade. Os valores de diversidade verdadeira (alfa) para os três tratamentos foram obtidos através de curvas de rarefação e extrapolação (números de Hill, HILL 1973) - pacote iNEXT (HSIEH et al. 2016). Os números de Hill selecionados foram a riqueza absoluta ($q=0$), que dá peso igual para espécies raras e frequentes; o exponencial do índice de entropia de Shannon ($q=1$), o qual não favorece nem espécies raras nem frequentes e o inverso do índice de Simpson ($q=2$), que favorece as espécies mais abundantes (JOST 2010). Aplicamos a extrapolação dos dados pois esta permite acessar a integridade da amostra com base na amplitude da amostragem (HSIEH et al. 2016). Avaliamos o efeito dos tratamentos sobre os índices de diversidade alfa ($q = 0, 1$ e 2) através de modelos lineares de efeito misto (LME) - pacote lme4 (BATES et al. 2015). Utilizamos os blocos como efeito aleatório para minimizar o efeito da variabilidade microclimática natural que afeta as bromélias e os microcosmos. Além disso, construímos modelos lineares de efeito misto para avaliar como a riqueza e abundância de microalgas, protistas, rotíferos microcrustáceos e larvas de Diptera, de forma isolada, respondem aos tratamentos de exclusão. Devido ao efeito predatório que microcrustáceos e larvas de Diptera podem exercer na comunidade, avaliamos como

microalgas, protistas, rotíferos (espécies dispersão passiva) respondem a influência predatório (covariáveis). Utilizamos o resultado obtido nesses testes para definir os grupos de predadores efetivos, aqueles que mais afetam a riqueza e abundância de algas, protistas e rotíferos, e calcular a taxa predador/presa (número de taxa predadores/número dos taxa presas) entre os tratamentos.

Nós também investigamos se os diferentes vetores de dispersão modificam a diversidade beta em cada tratamento (JOST 2007). Para isso, aplicamos o método de partição da diversidade beta total (índice de Sorensen, β_{sor}) em seus componentes de dissimilaridade de Simpson – *turnover* (β_{sim}) e *nestedness* (β_{sne}). Em seguida, avaliamos a contribuição de cada componente para a estruturação da comunidade associada aos tratamentos - pacote *betapart* (BASELGA 2010, BASELGA e ORME 2012). Além disso, investigamos a existência de dissimilaridades entre os componentes da diversidade beta para cada tratamento por meio da análise permutacional multivariada de variância (PERMANOVA). A riqueza e abundância de microcrustáceos e larvas de Diptera foram utilizadas como co-variáveis da PERMANOVA. Investigamos também se as potenciais diferenças são determinadas pelos tratamentos, pela dispersão nos dados, ou por ambos, através da análise de betadisper (ANDERSON et al. 2006, ANDERSON e WALSH 2013) - pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2018). Todas as análises foram realizadas no programa R - versão 3.6.2 (R CORE TEAM 2019).

3. RESULTADOS

Registramos a colonização de 43 morfoespécies entre os tratamentos. Estes organismos aquáticos estão distribuídos em 13 filas (Tabela S1). O tratamento aberto (A) apresentou maior riqueza ($n = 32$), enquanto a riqueza foi semelhante nos tratamentos 3 mm (B) e 0,5 mm (C) ($n = 26$). A análise dos dados extrapolados mostra que existe uma tendência de aumento na riqueza para o tratamento 0,5 mm. Neste caso, os valores podem alcançar valores iguais ou superiores ao tratamento aberto. Ao mesmo tempo, não foram observadas tendências para o tratamento de 3 mm (Figura 2). De forma geral, os dados mostram que a exclusão dos vetores de dispersão não afeta a riqueza absoluta ($q=0$) entre os tratamentos ($F = 2,18$; $p = 0,1294$). Porém a análise isolada dos grupos (dispersão passiva, protistas, crustáceos e com dispersão ativa) mostra que a riqueza diminuiu com o aumento da exclusão (Tabela 1, Figura 3). A influência dos predadores, principalmente microcrustáceos, também foi significativa para a riqueza registrada. Nos microcosmos com maior riqueza de crustáceos registramos menor riqueza de presas – espécies com dispersão passiva, microalgas e rotíferos ($p < 0,02$). Da mesma forma, a razão

predador-presa também foi influenciada pelos tratamentos ($p < 0,01$). Enquanto a razão foi semelhante entre os microcosmos abertos ($0,226 \pm 0,17$) e com filtro de 3 mm ($0,216 \pm 0,19$), nos microcosmos com filtro de 0,5 mm essa razão foi menor ($0,062 \pm 0,1$).

O tratamento aberto também apresentou, em média, maior abundância total ($35,41 \pm 79,6$ ind. mL^{-1}), seguido pelo tratamento 0,5 mm ($24,18 \pm 74,2$ ind. mL^{-1}) e 3 mm ($13,92 \pm 37$ ind. mL^{-1}) (Tabela S1). No tratamento aberto, registramos maior abundância de microalgas ($11,18 \pm 46,08$ ind. mL^{-1}), protistas ($24 \pm 66,79$ ind. mL^{-1}), rotíferos ($29,88 \pm 33,3$ ind. mL^{-1}) e crustáceos ($0,81 \pm 1,63$ ind. mL^{-1}) e a interceptação acidental de coleópteros terrestres (Lampyridae) e Diplopoda (Figura 4). O efeito dos tratamentos sobre a abundância foi significativo apenas para as espécies com dispersão ativa, principalmente larvas de Diptera ($p < 0,02$), com redução acentuada no tratamento mais restritivo (0,5 mm: $0,03 \pm 0,06$ ind. mL^{-1}).

Quanto a diversidade, os tratamentos abertos e 3 mm foram mais diversos - $q1$ ($A = 8,36$; $B = 5,98$) e $q2$ ($A = 5,76$; $B = 3,72$). Ao passo que, a diversidade foi menor no tratamento mais restritivo (0,5 mm - $q1 = 3,99$; $q2 = 2,78$). Ainda assim, apenas o índice de diversidade de Shannon-Wiener foi afetado pelos tratamentos ($F = 3,32$; $p < 0,05$) (Figura 2). A substituição de espécies - *turnover* (β_{sim}) - foi mais importante (95,7%) que o aninhamento - *nestedness* (β_{sne} : 4,3%) - para estrutura da comunidade colonizando os tratamentos. Embora a análise de PERMANOVA mostre o efeito de localização entre os tratamentos (β_{sim} : $F = 2,8609$; $p < 0,01$; β_{sne} : $F = 5,7438$; $p < 0,01$) (Figura 4), não há influência da dispersão na variação dos dados (betadisper - β_{sim} : $F = 0,4112$; $p = 0,6652$; β_{sne} : $F = 0,0594$; $p = 0,9424$). Não observamos influência da riqueza ou abundância de microcrustáceos e dípteros sobre os componentes *turnover* e *nestedness* entre os tratamentos (Tabela S2).

4. DISCUSSÃO

Neste estudo demonstramos que habitats aquáticos temporários sob maior dispersão são mais diversos que habitats sob menor dispersão. Acreditamos que os padrões observados de riqueza e abundância, sob o gradiente de dispersão estabelecido, são desencadeados pela: i) influência, em maior ou menor grau, de distintos vetores transportando distintos grupos de organismos e ii) influência de fortes competidores definindo a estrutura da comunidade (razão predador-presa). Como esperado, a maior influência do *turnover* na estrutura da metacomunidade associada a bromélias demonstra como esses fitotelmatas estão isolados entre si. Porém, a variabilidade de espécies transportadas entre os vetores não foi suficiente para afetar os componentes de diversidade beta entre os tratamentos.

No nosso sistema, a contribuição sinérgica dos múltiplos vetores de dispersão passiva e ativa pode ser o fator determinante para a riqueza, abundância e diversidade registrada. Principalmente nos habitats abertos, sob maior influência da dispersão. Os testes de dispersão passiva, realizados simultaneamente ao experimento de colonização, revelaram dissimilaridades na comunidade transportada por vetores atmosféricos e de forésia (Apêndice 1). Nossos resultados e a literatura mostram que vetores animais transportam principalmente espécies aquáticas predadoras (BILTON et al. 2001, MCCANN et al. 2005, ARAÚJO et al. 2019), enquanto os vetores atmosféricos transportam espécies em níveis tróficos basais, como microalgas e protistas ciliados (FOISSNER 2007, RAMOS e MOURA 2019). Logo, a influência conjunta desses vetores e a maior interceptação de detritos nos microcosmos abertos também são determinantes para os padrões registrados. A maior quantidade de nutrientes disponível nesses detritos (LEROY et al. 2016) torna o sistema capaz de sustentar populações mais abundantes (BELL 2000) e comunidades com mais espécies (SRIVASTAVA e LAWTON 1998). Como esperado, todos os grupos registrados apresentaram maior abundância. A partir disso podemos construir uma rede simplificada para essa comunidade: i) bactérias e protistas (níveis basais) que são favorecidas pelos recursos energéticos dos detritos alóctones (GRAVEL et al. 2011); ii) pequenos filtrados (e.g. rotíferos), que regulam as populações em níveis basais (BATEMAN 1987) e iii) microcrustáceos generalistas (copépodes) e larvas onívoras de macroinvertebrados que atuam como predadores (BRANDL 2005, WALKER et al. 2010, WIACKOWSKI e KOCERBA-SOROKA 2017). Surpreendentemente, a maior razão predador-presa não causou decréscimo na população de presas nos tratamentos abertos. Neste caso, a coexistência pode ser favorecida tanto pela maior colonização de presas, definindo um forte efeito “bottom-up”. Nesse caso, a alta densidade de presas controla a assembleia dos mesopredadores generalistas, os copépodes e ostrácodes (CÉRÉGHINO et al. 2020).

Microcrustáceos - Copepoda Cyclopoida e Harpacticoida - são predadores generalistas que exercem grande pressão sobre populações de protistas e rotíferos (KNEITEL e MILLER 2003, WIACKOWSKI e KOCERBA-SOROKA 2017), enquanto os ostrácodes são importantes consumidores de detritos e do perifíton, como microalgas, bactérias e fungos (SMITH et al. 2015). Com a redução parcial da influência dos vetores (tratamento 3 mm), observamos a redução na riqueza, abundância e diversidade da comunidade aquática. Surpreendentemente, observamos um aumento na proporção de microcrustáceos e uma similaridade da razão predador-presa com os microcosmos aberto. Acreditamos que quanto maior a conexão, entre as fontes de dispersão e os microcosmos, mais eficiente é a colonização. No tratamento em questão, mesmo que essa conexão tenha sido reduzida, através de uma barreira, a taxa de

colonização de predadores foi suficiente para causar efeitos negativos na riqueza e diversidade (LIMBERGER e WICKHAM 2011). Essa hipótese foi confirmada pelo efeito significativo da riqueza de crustáceos sobre as todas espécies com dispersão passiva e, isoladamente, sobre microalgas e rotíferos. A contínua colonização de presas e a interceptação de pequenos detritos também é sugerida como responsável pelos padrões de abundância de microcrustáceos - efeito “bottom-up” (HOWETH e LEIBOLD 2010, LIMBERGER e WICKHAM 2011). No tratamento mais restritivo a colonização (filtro de 0,5 mm), observamos a forte redução da riqueza e diversidade. Nesses microcosmos, as fontes atmosféricas são determinantes para a estrutura da comunidade e, por isso, observamos domínio das espécies menores, como protistas e rotíferos (VANSCHOENWINKEL et al. 2008, INCAGNONE et al. 2015). Ainda assim, os valores de riqueza foram semelhantes ao observado para os microcosmos sob maior dispersão. Esse resultado pode ser causado por três fatores: (i) colonização contínua e (ii) alta capacidade reprodutiva (mesmo sob menor suporte energético, que resgatou as espécies de extinções estocásticas, e (iii) redução na colonização de predadores. Nesse sentido, com a redução na pressão predatória dos microcrustáceos foi possível um ligeiro aumento na riqueza e abundância das presas (HOWETH e LEIBOLD 2010, GRAVELL et al. 2011; LIMBERGER e WICKHAM 2011). Esse processo também está em conformidade com a hipótese da homogeneização, na qual a rápida colonização e a redução da predação podem explicar o domínio das presas e o aumento da riqueza (DE MEESTER et al. 2002). Isso nos ajudar a explicar porque na extrapolação da abundância mostra uma tendência de aumento da riqueza nesse tratamento (ver TURNBULL 2014).

A forte contribuição da substituição de espécies (*turnover*) na estrutura da comunidade sugere um efeito de seleção significativo - *species-sorting effect* (LEIBOLD et al. 2004). Nós assumimos que a heterogeneidade causada por efeito dos filtros e a influência de diversas fontes dispersão para as bromélias são os principais determinantes da diversidade beta entre os tratamentos (GIANUCA et al., 2017). Alguns estudos demonstram que alterações de nível trófico (efeito predador-presa) e mudanças nas taxas de dispersão entre os habitats também são outros fatores que determinam a composição em comunidade aquáticos (GRAINGER e GILBERT 2016, HAEGEMAN e LOUREAU 2014). Logo, apoiamos que esses processos atuam simultaneamente na caracterização da comunidade alvo. Supreendentemente, não houve variabilidade entre o *turnover* e *nestedness* entre os tratamentos. Acreditamos que a relativa proximidade entre os microcosmos pode permitir uma troca rápida de espécies entre eles, pois deve ocorrer a influência dos mesmos vetores sobre o mesmo conjunto de bromélias (blocos) (CHASE et al. 2010). Embora não avaliadas durante a experimentação, as variáveis ambientais

locais também podem ter sido similares entre os tratamentos e influenciado significativamente os padrões de diversidade registrados (HILL et al. 2017).

4. CONCLUSÃO

Neste estudo, demonstramos experimentalmente que microhabitats aquáticos efêmeros, como bromélias, apresentam menor diversidade alfa quando submetidos a um menor fluxo de dispersão. Apontamos também que alterações na colonização pela redução da influência dos vetores de dispersão passiva e ativa podem causar efeitos indiretos sobre a estrutura da comunidade aquática. A colonização diferencial de presas e predadores e a razão predador-presa são fatores que devem ser avaliados em conjunto para melhor caracterizar os processos ecológicos nesse sistema e em outros fitotelmatas. Além disso, nossos resultados mostram que o fluxo de dispersão e a colonização diferencial aparentemente não provoca alterações importantes na composição e na diversidade regional, sugerindo que nossa escala não foi suficiente para alcançar a dissimilaridade entre as manchas de bromélias.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a Felipe Santos, Alan Araújo e Alexandre Dantas pelo auxílio durante a montagem do experimento e coleta de amostras; à equipe de funcionários da Estação Ecológica do Tapacurá, por todo o suporte técnico, e ao apoio logístico da Universidade Federal Rural de Pernambuco. O primeiro autor recebeu bolsa de estudos fornecida pela CAPES, a qual também financiou parcialmente este estudo, por meio da verba PROAP 2017-2018.

FIGURAS E TABELAS

Figura 1. Mapa esquemático do sistema de blocos sobre uma mancha de *Aechmea leptantha* (n = 76 bromélias) (08°02'33.1''S; 35°12'26''W). Em cada bloco (1x1 m, n=17) foram inseridos microcosmos (tubos Falcon - 50 ml) em três tratamentos aberto (A), filtro de 3 mm (B) e filtro 0,5 mm (C). UR = Umidade relativa do ar, T = Temperatura do ar média (°C).

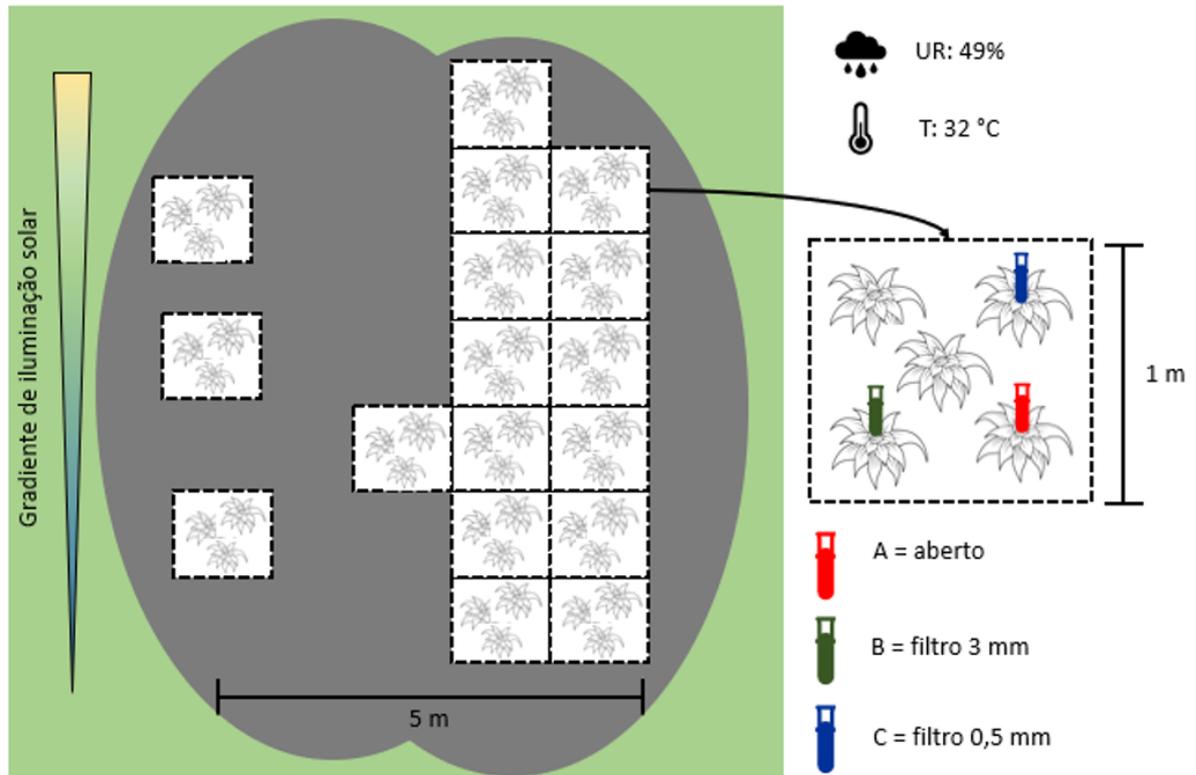


Tabela 1: Efeitos isolados do tratamento de exclusão sobre a riqueza e abundância da comunidade aquática associada a microcosmos de colonização em tanques de bromélias. Para o modelo linear de efeito misto utilizamos os blocos (1-17) como variável aleatória e a riqueza e a abundância de larvas de Diptera e Crustacea como covariáveis. Graus de liberdade = 2. Efeitos significativos em negrito ($p < 0,05$). RPP: Razão predador-presa.

Variável resposta	Filtros de exclusão		Riqueza Diptera		Riqueza Crustacea	
	F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Riqueza						
Dispersão passiva	7.64	0.0021	1.8826	0.1802	18.0103	0.0002
Microalgas	0.1583	0.8543	0.4807	0.4934	6.9924	0.0129
Protistas	3.6663	0.0376	0.2315	0.6339	0.1476	0.7035
Rotifera	2.235	0.1245	1.1028	0.3018	8.6415	0.0063
Crustacea	7.05973	0.0029	---	---	---	---
Diptera	8.24242	0.0013	---	---	---	---
Dispersão ativa	5.25639	0.0013	---	---	---	---
			Abundância Diptera		Abundância Crustacea	
Abundância						
Dispersão passiva	2.0749	0.1432	1.071	0.309	0.2575	0.6155
Microalgas	0.9524	0.3972	0.25	0.6207	0.3817	0.5413
Protistas	0.4472	0.6436	1.6105	0.2142	0.1869	0.6689
Rotifera	3.2982	0.0507	0.1823	0.6724	0.1099	0.7425
Crustacea	2.4127	0.1057	---	---	---	---
Diptera	5.043	0.0125	---	---	---	---
Dispersão ativa	5.1002	0.0119	---	---	---	---
Riqueza total (q=0)	2.18136	0.1294				
Shannon (q=1)	3.32	<0.05				
Simpson (q=2)	3.28903	0.0502				
RPP	6.7781	0.0035				

Figura 2. Rarefação plotada com base na abundância de organismos aquáticos associados aos microcosmos de colonização nos tratamentos aberto (A), 3 mm (B) e 0,5 mm (C). Dados extrapolados para riqueza total (q0), exponencial do índice de entropia de Shannon (q1), inverso do índice de Simpson (q2).

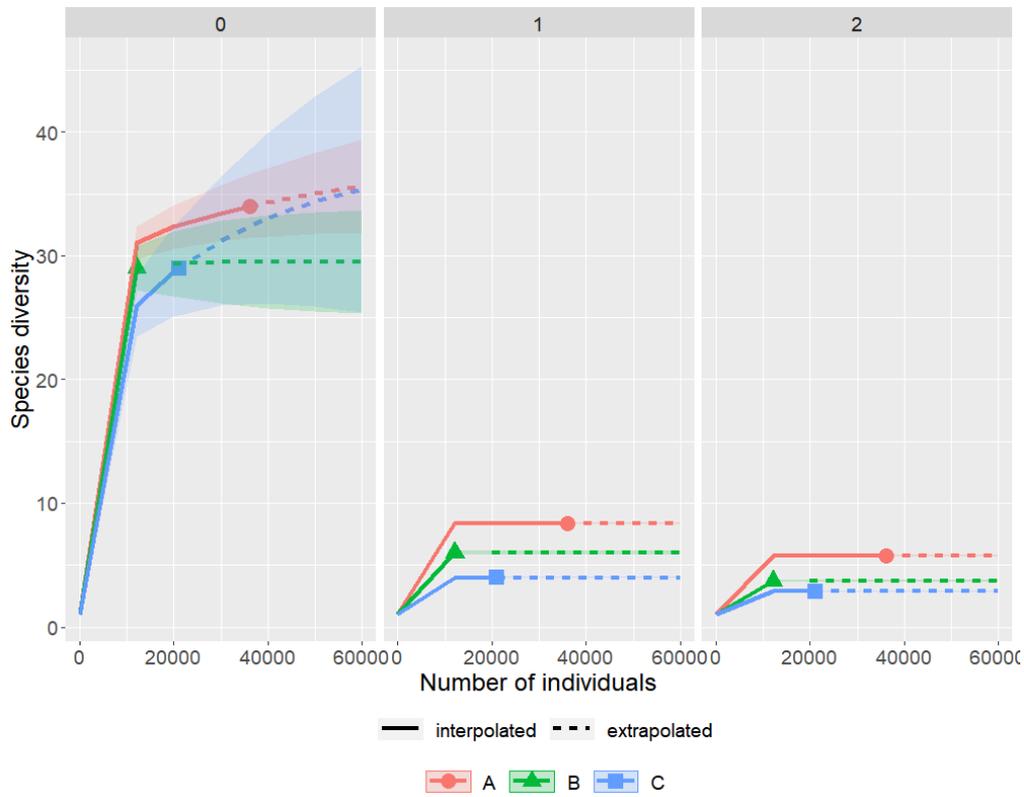


Figura 3. Riqueza e abundância de microalgas, protistas, Rotifera, Crustacea e larvas de Diptera que colonizaram os tratamentos aberto (A), 3 mm (B) e 0,5 mm (C). Dados de abundância apresentados como \log_{10} . Apenas as formas adultas foram consideradas para o cálculo da riqueza de microcrustáceos, enquanto as formas juvenis (nauplius) foram consideradas no cálculo da abundância.

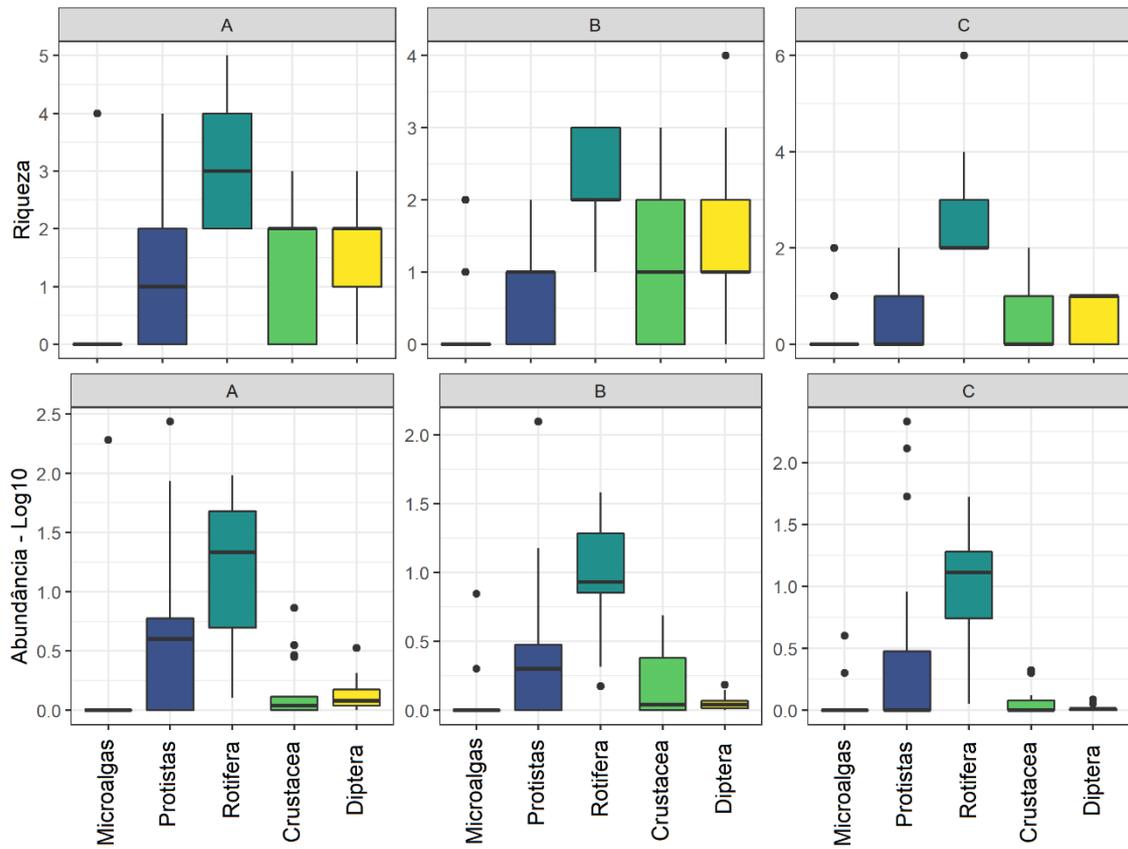
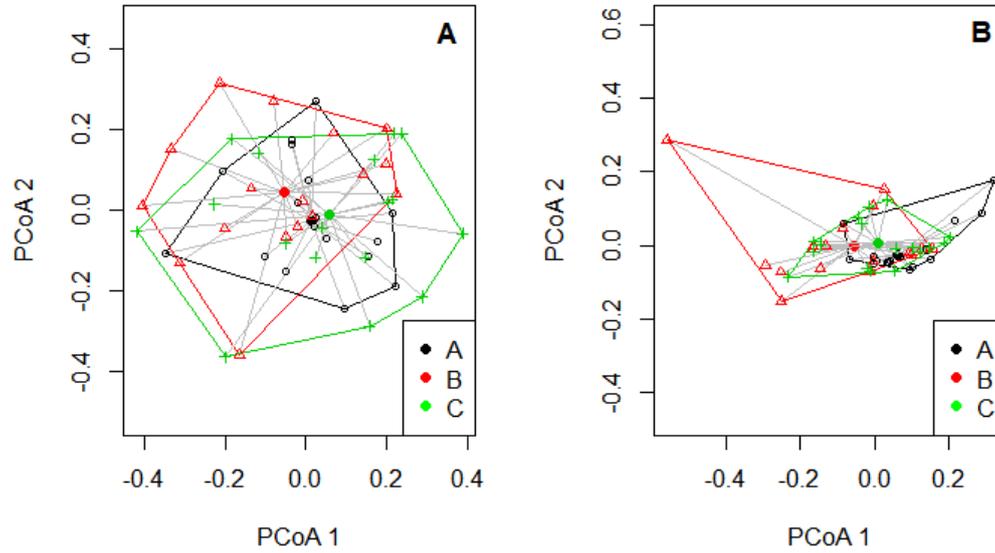


Figura 4. PCoA plotada para a diversidade β turnover (A - β_{sim}) e nestedness (B - β_{sne}), para a comunidade de organismos aquáticos entre os tratamentos de exclusão aberto (A), filtro de 3 mm (B) e filtro de 0,5 mm (C). Volume médio = 30 ml.



MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Abundância (ind.ml⁻¹) dos organismos aquáticos associados aos tubos Falcon inseridos nos tanques centrais de bromélias *A. leptantha*. Dados apresentados para os tratamentos aberto (A), filtro 3 mm (B) e filtro 0,5 mm (C). Volume médio por tratamento - 30 ml.

		A	B	C
Eubacteria				
(Cyanobacteria)	Nostocales morf1	1	---	---
	Nostocales morf2	---	1	---
	Chroococcales	---	5	2
	<i>Stigonema</i>	---	---	2
Chromista				
Ochrophyta	<i>Hantzschia</i> sp.	54	---	---
	<i>Pinnularia</i> sp.	116	---	---
	<i>Navicula</i> sp.	19	---	---
	<i>Ceratium furcoides</i>			
Myzozoa	(Levander) Langhans, 1925	---	1	---
Ciliophora	Armophorea	12	---	---
	Colpodea	11	14	49
	Oligohymenophorea morf.1	293	2	1
	Oligohymenophorea morf.2	7	1	---
	Oligohymenophorea (Peritrichia)	27	8	5
	Spirotrichea	---	---	8
Cercozoa	<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	52	123	344
Protozoa				
Euglenozoa		---	1	---
Amoebozoa	<i>Arcella vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	1	---	---
	<i>Phryganella hemisphaerica</i> Penard 1980	5	1	---
Animalia				
Platyhelminthes	Catenulida	13.63	7.23	4.7
Nematoda		61.57	17.3	20.43
Rotifera				
Bdelloidea	<i>Adineta</i> sp.	1.57	2.09	0.92
	<i>Embata</i> sp.	164.91	32.76	40.37
	<i>Philodina</i> sp.	337.87	163.64	219.4
Monogononta	<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	1.03	---	0.07
	<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)	---	---	0.03
	<i>Lepadella donneri</i> Koste, 1972	2.71	9.03	0.13
Annelida	Oligochaeta (Naididae)	0.03	---	---
Tardigrada		---	0.03	0.03
Arthropoda				
Crustacea				
Copepoda				
Cyclopoida	<i>Ectocyclops bromelicola</i> Kiefer, 1935	3.09	4.63	0.53
	náuplio	3.27	4.37	1.13

	<i>Attheyella (Canthosella) vera</i>			
Harpacticoida	Por & Hadel, 1986	1.02	0.76	0.16
	náuplio	1.26	0.4	0.47
Ostracoda	<i>Elpidium sp.</i>	5.17	1.21	0.7
Hexapoda				
Collembola	Entomobryomorpha	0.06	0.16	0.03
	Symphyleona	0.1	---	0.1
Insecta	Coleoptera			
	Scirtidae	0.03	---	0.03
	Diptera			
	Ceratopogonidae (Ceratopogoniinae)	---	0.06	---
	Ceratopogonidae (Forcipomyiinae)	0.03	---	---
	Chironomidae	3.5	0.17	---
	Culicidae	0.98	0.62	0.03
	Empididae	2.34	1.49	0.54
	Trichoptera	---	---	0.03
Arachnida				
Acari	Prostigmata (Halacaridea)	1.61	0.58	0.34
	Prostigmata (Hydrachnidae)	0.13	0.13	0.06
Riqueza *		32	26	26

Tabela S2: Valores de PERMANOVA e betadisper para o *turnover* e *nestedness* sob efeitos dos filtros de exclusão e das co-variáveis riqueza e abundância de Diptera e Crustacea. Apenas as formas adultas foram consideradas para o cálculo da riqueza de Crustacea, enquanto as formas juvenis (nauplius) foram consideradas no cálculo da abundância de Crustacea.

	Filtros de exclusão		Riqueza Diptera		Riqueza Crustacea	
	F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Permanova - turnover	2.8609	0.0084	2.2536	0.8114	7.9502	0.0142
betadisper	0.4112	0.6652	1.4606	0.2296	1.1678	0.332
Permanova - nestedness	5.7438	0.0048	1.0818	0.1723	-0.2133	0.6529
betadisper	0.0594	0.9424	0.5482	0.7013	1.5733	0.2083
			Abundância Diptera		Abundância Crustacea	
Permanova - turnover	2.4794	0.0095	1.3738	0.1538	1.3436	0.6001
betadisper	0.4112	0.6652	1.5463	0.1418	2.0461	0.037
Permanova - nestedness	6.166	0.0051	0.1708	0.1708	0.2202	0.7137
betadisper	0.0594	0.9424	0.797	0.6728	1.2061	0.3141

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES GONÇALVES, J. L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- AMUNDRUD, S. L.; SRIVASTAVA, D. S. Drought sensitivity predicts habitat size sensitivity in an aquatic ecosystem. **Ecology**, v. 96, n. 7, p. 1957–1965, 2015.
- ANDERSON, M.J., ELLINGSEN, K.E.; MCARDLE, B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 683-693, 2006.
- ANDERSON, M. J.; WALSH, D. C. I. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? **Ecology Monographs**, v. 83, p. 557–574, 2013.
- ANTIQUERA, P. A. P.; PETCHEY, O. L.; ROMERO, G. Q. Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. **Ecology Letters**, v. 21, n. 1, p. 72–82, 2018.
- ARAÚJO, A. P.; BASTOS, C. M.; SANTOS, R. V. I.; MOURA, G. J. B.; JUNIOR, M. M.; TINOCO, M. S. Novel records of phoresy among microcrustaceans and bromeliad treefrogs in the Atlantic Rainforest of Northeast Brazil. **Herpetology Notes**, v. 12, n. May, p. 531–535, 2019.
- APAC – AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA. 2018. Monitoramento pluviométrico – São Lourenço da Mata (Tapacurá - 267). Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/meteorologia/monitoramento-pluvio.php>>. Acesso em: 25 de dezembro de 2018.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010.
- BASELGA, A.; ORME, C.D.L. Betapart: An R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 808–812, 2012.
- BATEMAN, L. E. A bdelloid rotifer living as an inquiline in leaves of the pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. **Hydrobiologia**, v. 147, n. 1, p. 129–133, 1987.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B. M.; WALKER, S. C. Fitting linear mixed effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.

- BELL, G. The distribution of abundance in neutral communities. **American Naturalist**, v. 155, n. 5, p. 606–617, 2000.
- BILTON, D. T.; FREELAND, J. R.; OKAMURA, B. Dispersal in freshwater invertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 159–181, 2001.
- BOHONAK, A. J.; JENKINS, D. G. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. **Ecology Letters**, v. 6, n. 8, p. 783–796, 2003.
- BRANDL, Z. Freshwater copepods and rotifers: Predators and their prey. **Hydrobiologia**, v. 546, n. 1, p. 475–489, 2005.
- BROUARD, O.; LE JEUNE, A. H.; LEROY, C.; CEREGHINO, R.; ROUX, O.; PELOZUELO, L.; DEJEAN, A.; CORBARA, B.; CARRIAS, J. F. Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? **PLoS ONE**, v. 6, n. 5, p. 241–255, 2011.
- BUOSI, P. R. B.; CABRAL, A. F.; UTZ, L. R. P.; VIEIRA, L. C. G.; VELHO, L. F. M. Effects of seasonality and dispersal on the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata in riparian vegetation of a large tropical river. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 62, n. 6, p. 737–749, 2015.
- CÁCERES, C. E.; SOLUK, D. A. Blowing in the wind: A field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. **Oecologia**, v. 131, n. 3, p. 402–408, 2002.
- CÉRÉGHINO, R.; CORBARA, B.; LEROY, C.; CARRIAS, J. F. Ecological determinants of community structure across the trophic levels of freshwater food webs: a test using bromeliad phytotelmata. **Hydrobiologia**, v. 847, n. 2, p. 391–402, 2020.
- CHASE, J. M.; BURGETT, A. A.; BIRO, E. G. Habitat isolation moderates the strength of top-down control in experimental pond food webs. **Ecology**, v. 91, n. 3, p. 637–643, 2010.
- CPRH – Agência estadual do meio ambiente. **execução das ações necessárias à criação dos conselhos gestores e elaboração dos planos de manejo para os refúgios de vidas silvestres: Mata de Tapacurá, Mata do Engenho Tapacurá, Mata do Outeiro do Pedro, Mata do Camucim e Mata Toró – São Lourenço da Mata/pe**. Plano de manejo do refúgio da vida silvestre Mata da Camucim. Secretaria de Planejamento e Gestão – SEPLAG. Curitiba, PR. 2017.
- DE BIE, T.; DE MEESTER, L.; BRENDONCK, L.; MARTENS, K.; GODDEERIS, B.; ERCKEN, D.; HAMPEL, H.; DENYS, L.; VANHECKE, L.; VAN DER GUCHT, K.; VAN

- WICHELEN, J.; VYVERMAN, W.; DECLERCK, S. A. J. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 740–747, 2012.
- DE MEESTER, L., GOMEZ, A., OKAMURA, B.; SCHWENK, K. The monopolization hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. **Acta Oecologica**, v. 23, p. 121–135, 2002.
- DERRAIK, J. G. B. A tool for sampling mosquito larvae from phytotelmata. **Journal of Vector Ecology**, v. 34, n. 1, p. 155–156, 2009.
- DUARTE, G. S. C.; ALVES, G. M.; LANSAC-TÔHA, F. M.; VELHO, L. F. M.; LANSAC-TÔHA, F. A. Flagellate protist abundance in phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae) in the upper Paraná river basin. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 35, n. 4, p. 491–498, 2013.
- FINLAY, B.J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. **Science**, v. 296, p. 1061–1063, 2002.
- FONTANETO, D.; RICCI, C. Rotifera: Bdelloidea. In: Yule C.M. & Yong H.S. (eds.), **Freshwater invertebrates of the Malaysian Region**. Academy of Sciences Malaysia, Kuala Lumpur, Malaysia, pp. 121-126, 2004.
- FONTANETO, D. Long-distance passive dispersal in microscopic aquatic animals. **Movement Ecology**, v. 7, n. 1, p. 1–10, 2019.
- FOISSNER, W. Dispersal and Biogeography of Protists: Recent Advances. **Japanese Journal of Protozoology**, v. 40, n. 1, p. 1–16, 2007.
- GENAME, K.; MONGE-NÁJERA, J. How organisms reach and colonize bromeliads: a field experimental test of two of Picado's hypotheses, and the effect of tree age and cardinal distribution on bromeliads in Cartago, Costa Rica. **Cuadernos de Investigación**, v. 4, n. 2, p. 181–186, 2012.
- GIANUCA, A. T.; DECLERCK, S. A. J.; LEMMENS, P.; DE MEESTER, L. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525–533, 2017.

- GOMES-E-SOUZA, M. B. **Guia das tecamebas da Bacia do Rio Peruaçu: Subsídio para conservação e monitoramento da Bacia do rio São Francisco**. Editora UFMG: Belo Horizonte, p.159, 2008.
- GRAINGER, T. N.; GILBERT, B. Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. **Oikos**, v. 125, n. 9, p. 1213–1223, 2016.
- GRAVEL, D.; MASSOL, F.; CANARD, E.; MOUILLOT, D.; MOUQUET, N. Trophic theory of island biogeography. **Ecology Letters**, v. 14, n. 10, p. 1010–1016, 2011.
- GUZMAN, L. M.; GERMAIN, R. M.; FORBES, C.; STRAUS, S.; O’CONNOR, M. I.; GRAVEL, D.; SRIVASTAVA, D. S.; THOMPSON, P. L. Towards a multi-trophic extension of metacommunity ecology. **Ecology Letters**, v. 22, n. 1, p. 19–33, 2019.
- HAEGEMAN, B.; LOREAU, M. General relationships between consumer dispersal, resource dispersal and metacommunity diversity. **Ecology Letters**, v. 17, n. 2, p. 175–184, 2014.
- HEINO, J.; MELO, A. S.; SIQUEIRA, T.; SOININEN, J.; VALANKO, S.; BINI, L. M. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845–869, 2015.
- HILL, M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, v. 54, n. 2, p. 427–432, 1973.
- HILL, M. J.; HEINO, J.; THORNHILL, I.; RYVES, D. B.; WOOD, P. J. Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. **Oikos**, v. 126, n. 11, p. 1575–1585, 2017.
- HOWETH, J. G.; LEIBOLD, M. A. Species dispersal rates alter diversity and ecosystem stability in pond metacommunities. **Ecology**, v. 91, n. 9, p. 2727–2741, 2010.
- HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 12, p. 1451–1456, 2016.
- INCAGNONE, G.; MARRONE, F.; BARONE, R.; ROBBA, L.; NASELLI-FLORES, L. How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. **Hydrobiologia**, v. 750, n. 1, p. 103–123, 2015.
- JENKINS, D. G.; UNDERWOOD, M. O. Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. **Hydrobiologia**, v. 387/388, p. 15–21, 1998.

- JOCQUÉ, M.; FIELD, R. Aquatic invertebrate communities in tank bromeliads: How well do classic ecological patterns apply? **Hydrobiologia**, v. 730, n. 1, p. 153–166, 2014.
- JOCQUÉ, M.; FIERS, F.; ROMERO, M.; MARTENS, K. Crustacea in phytotelmata: a global overview. **Journal of Crustacean Biology**, v. 33, n. 4, p. 451–460, 2013.
- JOST, L. Independence of alpha and beta diversities. **Ecology**, v. 91, n. 7, p. 1969–1974, 2010.
- JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, v. 88, n. 10, p. 2427–2439, 2007.
- KNEITEL, J. M.; MILLER, T. E. Dispersal rates affects species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. **The American Naturalist**, v. 162, n. 2, p. 165–171, 2003.
- KOLASA, J.; TYLER, S. Flatworms: turbellarians and nemertea. In: **Ecology and classification of North American freshwater invertebrates**. Academic Press, p. 143-161, 2010.
- KOSTE, W. **Rotatoria, Die Rädertiere Mitteleuropas: Überordnung Monogononta: ein Bestimmungswerk**. 2ed. Berlin, Gebruder Borntraeger, 673p. 1978.
- LECRAW, R. M.; SRIVASTAVA, D. S.; ROMERO, G. Q. Metacommunity size influences aquatic community composition in a natural mesocosm landscape. **Oikos**, v. 123, n. 8, p. 903–911, 2014.
- LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324–1334, 2014.
- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.
- LEROY, C.; CARRIAS, J. F.; CÉRÉGHINO, R.; CORBARA, B. The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads. **Journal of Plant Ecology**, v. 9, n. 3, p. 241–255, 2016.
- LIMBERGER, R.; WICKHAM, S. A. Predator dispersal determines the effect of connectivity on prey diversity. **PLoS ONE**, v. 6, n. 12, 2011.

- LOGUE, J. B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 9, p. 482–491, 2011.
- LOPES, P. M.; BOZELLI, R.; BINI, L. M.; SANTANGELO, J. M.; DECLERCK, S. A. J. Contributions of airborne dispersal and dormant propagule recruitment to the assembly of rotifer and crustacean zooplankton communities in temporary ponds. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 5, p. 658–669, 2016.
- LOPEZ, L. C. S.; GONÇALVES, D. A.; MANTOVANI, A.; RIOS, R. I. Bromeliad ostracods pass through amphibian (*Scinax perpusillus*) and mammalian guts alive. **Hydrobiologia**, v. 485, n. 0, p. 209–211, 2002.
- LOPEZ, L. C. S.; RODRIGUES, P. J. F. P.; RIOS, R. I. Frogs and snakes as phoretic dispersal agents of bromeliad ostracods (Limnocytheridae: *Elpidium*) and annelids (Naididae: *Dero*). **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 705–708, 1999.
- LUBEL, M. A. A.; MURILLO, M. E. M.; ESTRADA, R. M. **Manual de ciliados psamófilos marinos y salobres de México**. Cuadernos del Instituto de Biología, v. 9, p. 174, 1990.
- MAGUIRE JR., B. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. **Ecological Monographs**, v. 33, n. 2, p. 161–185, 1963.
- MARTIN, P.; GERECKE, R. Diptera as hosts of water mite larvae - an interesting relationship with many open questions. **Lauterbornia**, v. 68, n. December 2009, p. 95–103, 2009.
- MCCANN, K. S.; RASMUSSEN, J. B.; UMBANHOWAR, J. The dynamics of spatially coupled food webs. **Ecology Letters**, v. 8, n. 5, p. 513–523, 2005.
- MILLIGER, L. E.; STEWART, K. W.; SILVEY, J. K. G. The passive dispersal of viable algae, protozoa, and fungi by aquatic and terrestrial Coleoptera. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 64, n. 1, p. 36–45, 1971.
- MONGE-NÁJERA, J.; GENAME, K. The effects of rain and fallen debris on macroinvertebrate colonization of artificial water tanks and their implications for bromeliad communities. **Cuadernos de Investigación UNED**, v. 6, n. 1, p. 43–46, 2014.
- MORI, A. S.; ISBELL, F.; SEIDL, R. β -Diversity, community assembly, and ecosystem functioning. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 33, n. 7, p. 549–564, 2018.

- MOUQUET, N.; LOREAU, M. Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. **American Naturalist**, v. 159, n. 4, p. 420–426, 2002.
- MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J.L.; BAPTISTA, D.F. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro: para atividades técnicas, de ensino e treinamento em programas de avaliação da qualidade ecológica dos ecossistemas lóticos**. Technical Books Editora, 1ed. p.176. 2010.
- OKSANEN J.; BLANCHET F.G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P.R.; O’HARA R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.H.H.; SZOECS, E.; WAGNER, H. **VEGAN: Community Ecology Package. R package version 2.5-2**, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. 2018.
- PETERMANN, J. S.; KRATINA, P.; MARINO, N. A. C.; MACDONALD, A. A. M.; SRIVASTAVA, D. S. Resources alter the structure and increase stochasticity in bromeliad microfauna communities. **PLoS ONE**, v. 10, n. 3, p. 1–16, 2015.
- PINCEEL, T.; BRENDONCK, L.; VANSCHOENWINKEL, B. Propagule size and shape may promote local wind dispersal in freshwater zooplankton—a wind tunnel experiment. **Limnology and Oceanography**, v. 61, n. 1, p. 122–131, 2016.
- POR, F. D.; HADEL, V. F. M. Two new species of *Attheyella* (Copepoda: Harpacticoidea: Canthocamptidae) from bromeliads of the Serra da Juréia (São Paulo, Brazil). **Journal of Crustacean Biology**, v. 6, n. 4, p. 777–788, 1986.
- RAMOS, G. J. P.; MOURA, C. W. N. Algae and cyanobacteria in phytotelmata: diversity, ecological aspects, and conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, n. 7, p. 1667–1697, 2019.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.r-project.org>. 2019.
- REID, J. W. Chave de identificação para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). **Boletim de Zoologia**, Universidade de São Paulo, v. 9, p. 17-143, 1985.
- REVILL, D. L.; STEWART, K. W.; SCHLICHTING, H. E. Passive dispersal of viable algae and protozoa by certain craneflies and midges. **Ecology**, v. 48, n. 6, p. 1023–1027, 1967.

- SABAGH, L. T.; ROCHA, C. F. D. Bromeliad treefrogs as phoretic hosts of ostracods. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 6, p. 493–497, 2014.
- SEGERS, H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. **Zootaxa**, v. 1564, p. 1–104, 2007.
- SHMIDA, A.; WILSON, M. V. Biological Determinants of Species Diversity. **Journal of Biogeography**, v. 12, n. 1, p. 1–20, 1985.
- SHURIN, J. B.; COTTENIE, K.; HILLEBRAND, H. Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. **Oecologia**, v. 159, n. 1, p. 151–159, 2009.
- SMITH, A. J.; HORNE, D. J.; MARTENS, K.; SCHÖN, I. **Class Ostracoda**. In: Thorp and Covich's freshwater invertebrates. Academic Press. p. 757–780. 2015.
- SOININEN, J.; HEINO, J.; WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 96–109, 2018.
- SRIVASTAVA, D. S.; KOLASA, J.; BENGTSSON, J.; GONZALEZ, A.; LAWLER, S. P.; MILLER, T. E.; MUNGUIA, P.; ROMANUK, T.; SCHNEIDER, D. C.; TRZCINSKI, M. K. Are natural microcosms useful model systems for ecology? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 7, p. 379–384, 2004.
- SRIVASTAVA, D. S.; LAWTON, J. H. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. **American Naturalist**, v. 152, n. 4, p. 510–529, 1998.
- STEWART, A. K. W.; SCHLICHTING, H. E. Dispersal of algae and protozoa by selected aquatic insects. **Journal of Ecology**, v. 54, n. 3, p. 551–562, 1966.
- THOMPSON, R.; TOWNSEND, C. A truce with neutral theory: Local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 2, p. 476–484, 2006.
- TURNBULL, L. A. Ecology's dark matter: The elusive and enigmatic niche. **Basic and Applied Ecology**, v. 15, n. 2, p. 93–100, 2014.
- VANSCHOENWINKEL, B.; GIELEN, S.; SEAMAN, M.; BRENDONCK, L. Any way the wind blows - Frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. **Oikos**, v. 117, n. 1, p. 125–134, 2008.

WALKER, E.; KAUFMAN, M.; MERRITT, R. An acute trophic cascade among microorganisms in the tree hole ecosystem following removal of omnivorous mosquito larvae. **Community Ecology**, v. 11, n. 2, p. 171–178, 2010.

WATANABE, M. Anhydrobiosis in invertebrates. **Applied Entomology and Zoology**, v. 41, n. 1, p. 15–31, 2006.

WIACKOWSKI, K.; KOCERBA-SOROKA, W. Selective predation by a harpacticoid copepod on ciliates in phytotelmata: a laboratory experiment. **Hydrobiologia**, v. 790, n. 1, p. 13–22, 2017.

5. ARTIGO 2

UM ARQUIPÉLAGO NA MATA ATLÂNTICA: APLICANDO A TEORIA DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS EM BROMÉLIAS-TANQUE

Ítalo L.S. Medeiros¹, Thiago Gonçalves-Souza², Gustavo Q. Romero³, Diane S. Srivastava⁴ e Mauro Melo Júnior¹

1. Laboratório de Ecologia do Plâncton, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

2. Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

3. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, Brasil

4. Biodiversity Research Centre, Department of Zoology, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canadá

Artigo a ser submetido a revista Ecology: conceito A1

Resumo

Extensões da teoria de biogeografia de ilhas (TBI) apontam que organismos com distintos tamanhos corporais e modos de dispersão são influenciados de forma distinta pela área e isolamento de ilhas, provocando alterações na riqueza, abundância e homogeneidade. Bromélias tanque são consideradas ilhas aquáticas inseridas em uma matriz terrestre, uma vez que apresentam comunidades aquáticas isoladas de outros corpos hídricos. Nesse sentido, elas podem ser utilizadas como modelos para testar as previsões da TBI, como a relação espécies-área e espécies-isolamento. Construímos um “arquipélago” com manchas de bromélias para avaliar como sua área e seu isolamento afetam a estrutura da comunidade associada. Espécies com dispersão passiva e ativa mostraram um forte relação espécies-área. Protistas e rotíferos dispersos por fontes atmosféricas mostraram um declínio em abundância com o isolamento, enquanto microcrustáceos e espécies com dispersão ativa foram positivamente relacionadas com a distância, como prevê a teoria alométrica e trófica de biogeografia de ilhas. Áreas maiores também apresentaram populações mais homogêneas, enquanto ilhas mais isoladas a homogeneidade de populações com dispersão ativa e forésia foi maior. Este estudo traz informações inéditas sobre o padrão de distribuição de organismos aquáticos com distintos modos de dispersão em fitotelmatas de bromélias, que podem ajudar na descrição dos mecanismos de distribuição em outra comunidade organizadas com ilhas.

Palavras-chave: fitotelmata, dispersão, colonização, tamanho corporal, metacomunidade.

Abstract

Extensions to the island biogeography theory (TBI) point out that organisms with different body sizes and dispersal abilities are influenced differently by island area and isolation, causing changes in richness, abundance, and evenness. Tank bromeliads are considered aquatic islands inserted in a terrestrial matrix since they present aquatic communities isolated from other water bodies. In this sense, they can be used as models to test TBI predictions, such as the species-area and species-isolation relationship. We built an “archipelago” with bromeliad patches to assess how area and isolation affect the structure of the associated community. We note that the richness of passive dispersers and active dispersers shows a strong positive relationship with the area. On the other hand, protists and rotifers dispersed by atmospheric vectors show a decline in abundance with isolation, while richness and abundance of microcrustaceans and active dispersers were positively related to distance, as predicted by the allometric and trophic theory of island biogeography. Larger areas also showed more homogeneous populations, while in the most isolated islands only the homogeneity of populations with active dispersal and phoresy was greater. This study provides unprecedented information on the pattern of distribution of aquatic organisms with different dispersal abilities in bromeliad phytotelmata, which can help us to describe the patterns of distribution in other patch communities.

Key words: phytotelm, dispersal, colonization, body size, metacommunity

1. INTRODUÇÃO

A teoria de biogeografia de ilhas (TBI) é uma das principais teorias que buscam investigar a importância relativa de diferentes processos ecológicos como condutores da diversidade taxonômica e funcional. Em sua formulação original (MACARTHUR; WILSON, 1967), a TBI prediz uma relação positiva entre a riqueza e o tamanho de ilhas e uma relação negativa entre a riqueza e a distância entre as ilhas e a fonte de espécies (KADMON, ALLOUCHE, 2007). A princípio, todas as espécies teriam a mesma capacidade de colonização (modelo neutro, HUBBELL, 2001) e a diversidade regional seria determinada principalmente pela dispersão unidirecional de organismos a partir do continente (MACARTHUR; WILSON, 1967). Logo, processos aleatórios de colonização e extinção definiriam as diferenças na diversidade local, em relação a área e ao isolamento das ilhas (CHASE, MYERS, 2011). Porém, estudos recentes indicam que a variação da diversidade local, entre as ilhas ou manchas de habitats, é determinada pelo fluxo bidirecional da migração, atributos das espécies (MATTHEWS et al., 2019) e pela disponibilidade de energia no sistema (HURLBERT, JETZ, 2010). Nesse sentido, o tamanho corporal, a forma de dispersão (e.g., ativo ou passivo) e a posição trófica também podem afetar a resposta dos organismos a área e ao isolamento (MCCANN et al., 2005; WOODWARD et al., 2005; SOININEN et al., 2007; JACQUET et al., 2017). Enquanto, os principais trabalhos sobre a TBI investigam padrões macroecológicos de animais e plantas (COOK et al., 2002; JACQUET et al., 2017; HIDASI-NETO et al., 2019, pouco se sabe sobre a aplicação da teoria em escalas menores. Estudos em poças temporárias (CHASE et al., 2010), manchas de musgos (ÅSTRÖM, BENGTSSON, 2011) e manchas de bromélias (JOCQUÉ, FIELD, 2014) são perfeitos para avaliar tais padrões de diversidade.

A inclusão de atributos funcionais como variáveis sensíveis aos efeitos da área e distância aumentou a capacidade preditiva sobre os processos que afetam a distribuição espacial das espécies (JACQUET et al. 2017). Esforços recentes definem “propriedades de uso espacial” - que representam um conjunto de atributos (dispersão, migração e forrageio) que influenciam o movimento dos organismos - para entender a dinâmica de metacomunidades no espaço e tempo (GUZMAN et al., 2019). Diferentes modos de dispersão, que covariam com o tamanho corporal, determinam como as espécies irão perceber e responder a organização espacial dos seus habitats (GUZMAN et al., 2019). Por exemplo, espécies microscópicas apresentam menor capacidade de dispersão autônoma, por isso são transportadas passivamente como propágulos

através do vento, chuvas ou animais (BILTON et al., 2001). Porém, à medida que o tamanho corporal aumenta, as espécies se estabelecem em níveis tróficos superiores e passam a se movimentar ativamente, devido a um maior desenvolvimento cognitivo e locomotor (ex.: asas) (GUZMAN et al., 2019).

Atualizações da TBI, como a teoria alométrica e trófica de biogeografia de ilhas (JACQUET et al., 2017), e a teoria trófica de metacomunidades (GUZMAN et al., 2019), reforçam que a riqueza também é diretamente proporcional a área e inversamente proporcional ao isolamento. Porém, a proporção de organismos maiores é maior em manchas pequenas e mais isoladas (JACQUET et al., 2017). Essas espécies tendem a ser grandes competidores com dispersão ativa e seu padrão de distribuição se deve a sua maior capacidade para selecionar manchas mais adequadas, com mais recursos (BILTON et al., 2001). Dessa forma, os grandes predadores podem encontrar facilmente suas presas mesmo em ambientes menores e isolados, o que desencadeia a redução da proporção de presas (JACQUET et al., 2017). Por outro lado, a estruturação espacial de espécies com dispersão passiva tende a ser restrita a manchas menos isoladas, devido a sua limitada locomoção com o aumento da distância (distance-decay) (SOININEN et al., 2007; VAN DE MUETTER et al., 2008). Embora esses padrões tenham sido observados historicamente com vertebrados de maior tamanho corporal, como peixes, répteis e mamíferos (WHITTAKER et al., 2017). Ainda permanece em aberto se a área e o isolamento influenciam da mesma forma comunidades cujas teias tróficas não apresentam grandes predadores (ASTORGA et al., 2012). Habitats aquáticos efêmeros se mostram como um excelente sistema para testar esses padrões de diversidade, porém os filtros ambientais (parâmetros abióticos) e interações bióticas também devem ser avaliadas conjuntamente para uma melhor caracterização (CHASE e MYERS 2011, BUSSE et al. 2018).

Fitotelmata, como bromélias-tanque, favorecem o estabelecimento de um microhabitat único para diversos organismos, pois acumulam água da chuva e detritos orgânicos (BENZING, 2000; ROCHA et al., 2004). A comunidade associada é diversa e apresenta espécies com ciclos de vida rápidos, o que torna essas plantas ótimas ferramentas para testar dinâmicas espaciais e temporais da diversidade (SRIVASTAVA et al., 2004). Espécies com dispersão ativa, como macroinvertebrados e pequenos vertebrados, colonizam rapidamente as bromélias em busca de alimento, refúgio e local para reprodução/oviposição. Mas migram para outros locais caso essas condições se tornem desfavoráveis (BILTON et al., 2001). Por outro lado, espécies com dispersão passiva apresentam movimentação mais restrita, utilizando vias indiretas como a forésia, ventos e chuvas (BILTON et al., 2001; SABAGH e ROCHA 2014). Devido a

distribuição espacial, as bromélias são bons exemplos de manchas de habitats aquáticos insulares inseridos em uma matriz terrestre, cuja comunidade é conectada pela dispersão (NGAI et al., 2008). Através deste sistema podemos investigar como a interação entre os mecanismos de dispersão e os níveis tróficos das espécies (e.g.: propriedades de uso espacial, GUZMAN et al., 2019) podem ser integrados a TBI. Isso nos permitirá ampliar nossa compreensão sobre a dinâmica espacial e temporal da biodiversidade em micro escalas.

Como proposto pela relação espécies-área, estudos mostram que bromélias maiores tendem a apresentar maior abundância, biomassa e riqueza independente do grupo de organismos analisado (MARINO et al., 2011; JOCQUÉ, FIELD, 2014; ROMERO et al. 2016; KRATINA et al., 2017). Segundo a hipótese do tamanho corporal e plasticidade adaptativa (FINLAY, 2002; FARJALLA et al., 2012), espécies microscópicas apresentam maior plasticidade no aproveitamento dos recursos, o que amplia sua adaptabilidade ao ambiente. Por isso, em bromélias maiores, com mais recursos, a proporção de organismos pequenos tende a ser maior. Tal padrão já é registrado para microalgas, protistas ciliados e flagelados, rotíferos e copépodes (CARRIAS et al., 2001, MARINO et al., 2011; KRATINA et al., 2017). Entretanto, esse padrão não é recorrente, uma vez que maior abundância de rotíferos e nematoides também foi registrada em bromélias menores (ZOTZ, TRAUNSPURGER, 2016). Por outro lado, a redução no tamanho das bromélias tende a limitar o estabelecimento de organismos macroscópicos aquáticos, como as ninfas de Odonata e outras larvas de macroinvertebrados (SRIVASTAVA et al., 2008; GUZMAN et al., 2019). Porém, macroinvertebrados ligeiramente menores, como larvas de Diptera, também conseguem se estabelecer em habitats menores, pois também apresentam maior plasticidade no uso dos recursos (SHULMAN, CHASE, 2007; DOCILE et al., 2017; LECRAW, SRIVASTAVA, 2019). Por sua vez, o efeito do isolamento sobre a comunidade associada a bromélias recebe menos suporte. Estudos demonstram que a distância entre bromélias (< 2 m) não afeta a distribuição de macroinvertebrados ou protistas (FARJALLA et al., 2012; JOCQUÉ, FIELD, 2014; BUOSI et al., 2015). Porém, acredita-se que espécies com dispersão passiva (ex.: microcrustáceos) tenham mais dificuldade de colonizar manchas mais isoladas (JOCQUÉ, FIELD, 2014). Nesse sentido, avaliar apenas o tamanho corporal e a plasticidade podem limitar interpretações sobre a influência espacial na comunidade. Logo, investigar a resposta em relação ao grupo funcional, modo de dispersão e nível trófico pode ser uma ferramenta mais adequada para estudos sobre dinâmica espacial da diversidade (FARJALLA et al., 2012; GUZMAN et al., 2019).

Neste trabalho, investigamos como a área e do isolamento de manchas de bromélias afeta a diversidade alfa e abundância de organismos aquáticos com distintas capacidades de dispersão. Para isso, conduzimos um experimento manipulativo em ambiente natural simulando um modelo ilha-continente em uma reserva na Mata Atlântica brasileira. Nós esperamos que a diversidade alfa seja diretamente proporcional ao tamanho das manchas e inversamente proporcional ao isolamento. Porém esperamos encontrar diferenças no padrão em função dos grupos de organismos investigados. A riqueza e abundância de organismos com dispersão passiva será maior em ilhas grandes e menos isoladas (Figura 1B, hipóteses 1.1.1 e 1.2.1, respectivamente). Enquanto, a riqueza e abundância das espécies com dispersão ativa será maior em ilhas pequenas e mais isoladas (hipótese 1.1.2 e 1.2.2, respectivamente). Como propõe as predições da teoria alométrica e trófica de biogeografia de ilhas (JACQUET et al., 2017) e os efeitos encontrados com a comunidade aquática associada a bromélias (JOCQUÉ, FIELD, 2014; BUOSI et al., 2015). Também esperamos que espécies com dispersão passiva e ativa tenham maior equitabilidade em manchas maiores (hipótese 2.1.1 e 2.1.2). Em contrapartida, as populações com dispersão passiva serão mais homogêneas em ilhas menos isoladas (hipótese 2.2.1) e mais homogêneas nas ilhas mais isoladas, para as populações com dispersão ativa (hipótese 2.2.2) (Tabela 1).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e organismos

O experimento foi realizado no Refúgio da Vida Silvestre Mata do Camucim (8°2'7.387" S; 35°11'16.646" W) – Pernambuco, Brasil. (Figura 1A), região que integra o Centro de Endemismo de Pernambuco e é composta por vegetação tropical úmida (Mata Atlântica - Floresta Estacional Semidecidual) (CPRH, 2017). O clima local é classificado como tropical com verão seco (*As* – Köppen), onde a temperatura anual média varia entre 24-26° C e a precipitação média entre 700-1500 mm anuais (ALVARES et al., 2013). O presente estudo se estendeu entre os meses de julho e setembro de 2019 (período chuvoso), com precipitação máxima de 45.2 mm/dia (APAC, 2019).

Utilizamos 150 bromélias da espécie *Aechmea fulgens* Brongn obtidas em sementeiras da região, para evitar o potencial impacto da extração de bromélias nativas. Dessa forma, construímos um modelo ilha-continente com uma espécie nativa da Mata Atlântica nordestina, que já foi registrada na reserva em estudo prévio (SOUSA, WANDERLEY, 2000). Bromélias em matas úmidas fechadas armazenam água por períodos prolongados devido a maior taxa de

precipitação. Nesses microhabitats se estabelece uma teia alimentar baseada principalmente em detritos do dossel (FARJALLA et al., 2016, RAMOS et al., 2019). A colonização das bromélias através de fontes de dispersão passiva é menos significativa para a diversidade quando comparada a dispersão ativa. Uma vez que os vetores vento e chuva registram menor número de espécies transportadas (JENKINS e UNDERWOOD 1998, FOISSNER 2007, BUOSI et al. 2015, MORENO et al. 2016). De maneira geral, os habitantes com dispersão passiva são microalgas, grupos detritívoros (protistas ciliados, flagelados, Oligochaeta – Naididae e Ostracoda), filtradores (Rotifera e Monogononta) e mesopredadores (Turbellaria e Copepoda Cyclopoida e Harpacticoida). Os ciclos de vida desses organismos variam entre 5 e 12h, para protistas (FOISSNER et al. 2010); 17 a 27 dias, para rotíferos Bdelloidea (MOREIRA et al. 2016) e 30 a 50 dias, para microcrustáceos (DUARTE 2017). As espécies com dispersão ativa são representadas pelos estágios aquáticos de larvas de Coleoptera (Scirtidae) e Trichoptera, organismos detritívoros; larvas de Diptera (diversas famílias), com espécies onívoras, filtradoras e predadoras; e ninfas de Odonata, predadores de topo. As fases larvais de Diptera permanecem nos tanques entre 10 e 15 dias, por exemplo (FROUZM et al. 2003, BESERRA et al. 2006).

2.2 Desenho experimental

As bromélias experimentais foram organizadas em um continente (mancha com 80 bromélias) e em ilhas: mancha grande (10 bromélias) e mancha pequena (4 bromélias), compostas por plantas com altura e número de folhas semelhantes. Para simular um arquipélago, selecionamos uma trilha de 400 m de extensão e posicionamos o continente ao centro. Ilhas grandes e pequenas foram posicionadas de forma alternada nos eixos leste e oeste, nas distâncias de 40, 80, 120, 160 e 200 m a partir do continente (Figura 1A). Antes do início do experimento, todas as bromélias que compõem o continente foram preenchidas com 50 ml de água de bromélias nativas e água destilada. Enquanto cada bromélia que compõem as ilhas foi higienizada com água destilada e uma solução de hipoclorito de sódio (5%) (ANTIQUUEIRA et al. 2018) e invertidas (DE OMENA et al. 2017) para remover os detritos presentes e organismos já estabelecidos. Em seguida foram preenchidas em sua totalidade com água destilada. As amostragens foram realizadas com um pipetas de Pasteur, um método eficiente para captura da microfauna (ex.: rotíferos, oligoquetos, planárias e microcrustáceos) e pequenas larvas (Diptera e Coleoptera) (DERRAIK 2009). Durante as amostragens, nós também coletamos dados de temperatura (°C) e pH e preenchemos as bromélias que apresentaram baixo volume de água

com água destilada. Bromélias mortas foram substituídas por plantas do continente, submetidas ao mesmo procedimento de lavagem.

Nós definimos a distância de 40 metros entre as ilhas para evitar que os agentes de forésia ampliassem a colonização de dispersores passivos pelo processo de “stepping stone” entre as ilhas (ver ALHARBI e PETROVSKII 2019), o que reduziria o efeito da área e isolamento sobre a comunidade. Distâncias menores também atuariam sobre os macroinvertebrados, que poderiam perceber ilhas muito próximas como uma única mancha. Por isso, estudos sugerem que a distribuição espacial máxima de anuros bromelícolas está limitada a uma distância entre 2 e 30 metros (LANTYER-SILVA et al. 2014; ARAÚJO et al. dados não publicados). Para macroinvertebrados, a distância alcançada pelas formas adultas varia com sua habilidade de locomoção (terrestre ou voo), alcançando poucos metros ou mais de 5 quilômetros (SERVICE 1997, COHEN e SHURIN 2003, MUEHLBAUER et al. 2014).

2.3 Definição do local do experimento e testes para controle de fontes de propágulos

Antes do início do experimento, selecionamos uma trilha com maior cobertura do dossel da floresta e com ausência de corpos hídricos (ex.: poças, riachos e fitotelmatas). As condições ambientais mais amenas sob o dossel são associadas a um aumento na diversidade de organismos associados (BUSSE et al. 2018), possivelmente ampliando os efeitos da área e isolamento sobre a comunidade. Entretanto, a presença dos corpos hídricos pode constituir uma fonte mais importante de organismos para uma ilha, em detrimento do continente. Nesse sentido optamos por remover das nossas análises as ilhas a 120 m, uma vez que apresentaram maior influência solar e maior proximidade com riachos temporários.

Montamos o continente 30 dias antes do início do experimento e estabelecemos a comunidade inicial inserindo 50 ml de água de bromélias nativas *Aechmea leptantha* (Harms) Leme & J.A. Siqueira. Aleatoriamente, coletamos amostras de cinco bromélias que compõe o continente a cada 20 dias. Utilizamos pipetas de Pasteur para coletar todo o volume acumulado nos tanques e fixamos o material com solução de Transeau 1:1. As bromélias coletadas em uma campanha não foram coletadas em campanhas posteriores. Avaliamos a similaridade entre a composição de espécies presentes no continente e a encontrada nas ilhas para confirmar a importância do continente como fonte principal dos organismos do sistema. Além disso, investigamos a existência de fontes potenciais de organismos que poderiam afetar a dinâmica de colonização do experimento. Utilizamos testes de dispersão em uma mancha de bromélias

A. leptantha a 2 km do local do experimento (Apêndice 1). Realizamos coletas ao longo de 30 dias dos propágulos transportados pelos ventos e chuvas, aderidos à vegetação e aderidos a macroinvertebrados terrestres e semiaquáticos. Além disso, utilizamos uma base de dados sobre a forésia por anuros realizada na mesma mancha (ARAÚJO et al. dados não publicados).

2.4 Análises biológicas

Em laboratório, cada amostra foi analisada integralmente sob microscópio óptico em câmaras de Sedgewick-Rafter. Os organismos foram contabilizados ainda vivos e identificados em morfotipos ou espécies dependendo do grupo taxonômico. Após a análise, cada amostra foi fixada com solução de Transeau (1:1) e medimos o tamanho corporal de dez indivíduos de cada morfoespécie, através de uma ocular milimetrada. Para identificação adequada de microalgas e protistas as amostras foram fixadas com Lugol (BUSSE et al. 2018). Utilizou-se as seguintes literaturas para identificação: protistas ciliados (LUBEL et al. 1990), tecamebas (GOMES-E-SOUZA 2008), planárias (KOLASA e TYLES 2010); Rotifera Bdelloidea (FONTANETO e RICCI 2004); Rotifera Monogononta (KOSTE 1978; SEGERS 2007); Copepoda Cyclopoida (REID 1985) e Harpacticoida (POR e HADEL 1986) e macroinvertebrados aquáticos (MUGNAI et al. 2010). Para microalgas e anuros foi solicitado o auxílio de especialistas. Todo material biológico foi depositado na Coleção de Zooplâncton da UFRPE.

2.5 Análises estatísticas

2.5.1 A área e o isolamento afetam a riqueza e abundância de organismos com dispersão passiva?

Utilizamos modelos lineares mistos (LME), do pacote lme4 (BATES et al. 2015), para avaliar a influência da área e isolamento (com interação) na comunidade de organismos com dispersão passiva com tempo como fator aleatório. Nós consideramos tempo como efeito aleatório, já que a amostragem parcial a cada campanha pode causar variabilidade nas estimativas para a comunidade. Consideramos como variáveis dependentes (x), a riqueza (S) e abundância (N) de dispersores passivos (< 1 mm) com distintos tamanhos corporais, agrupados em grupos com histórias de vida semelhantes. Os grupos são: (1) Protistas (microalgas, ciliados, flagelados e tecamebas), (2) Rotifera; (3) Crustacea e (4) bentos (Nematoda, Tardigrada, Collembola e platelmintos Catenulida). Estágios juvenis de Copepoda (nauplius) foram utilizadas apenas para testar a abundância de microcrustáceos, não sendo considerados para a análise da riqueza.

2.5.2 A área e o isolamento afetam a riqueza e abundância de organismos com dispersão ativa?

Nós também aplicamos o mesmo modelo para avaliar as variações na riqueza (S) e abundância (N) dos organismos com dispersão ativa (> 1 mm), em relação a área e ao isolamento das ilhas, utilizando o tempo como fator aleatório. Esse grupo foi representado principalmente por Annelida, Turbellaria, larvas de Diptera (Culicidae, Chironomidae, Empipidae, Perisclitidae, Psychodidae, Stratiomyidae) e Coleoptera. Organismos registrados da fase de pupa (Diptera) foram utilizadas apenas nas análises de abundância.

2.5.3 A área e o isolamento afetam a diversidade e equitabilidade de espécies com dispersão passiva e ativa?

Aplicamos o mesmo modelo linear sobre a riqueza (S), abundância (N), a exponencial do índice de entropia de Shannon (diversidade de ordem $q = 1$) (JOST 2010), a riqueza rarefeita (S_n) e o número efetivo de PIE (probabilidade de encontro específico - S_{PIE}). Observando como toda a comunidade e os grupos funcionais (dispersores passivos, dispersores ativos, protistas, rotíferos, crustáceos e bentos) respondem a área, isolamento e tempo. O índice de Shannon foi obtido através da função *MetaCommunity* do pacote Entropart (MARCON e HÉRAULT 2015). Enquanto a riqueza rarefeita e número efetivo de PIE (S_{PIE}) foram obtidos através do pacote Mabr (MCGLINN et al. 2019). S_n sumariza o possível efeito direto da abundância sobre a riqueza, já que quanto maior S_n maior a proporção de espécies com abundâncias homogêneas (maior equitabilidade). Enquanto S_{PIE} identifica se o aumento na equitabilidade se deve a diferenças observadas na abundância relativa das espécies mais comuns (CHASE et al. 2018).

3. RESULTADOS

3.1 Ilhas e comunidade associada

Registramos um total de 41 morfoespécies de invertebrados aquáticos associados às bromélias (Tabela S1; S2; S3), incluindo organismos com dispersão passiva (< 1 mm) ($n = 23$), microalgas (Nostocales, *Closterium*, *Pinnularia*, *Hantzschia* e fitoflagelados), ciliados (Colpodea e 3 morfotipos de Oligohymenophorea), tecamebas ($n = 2$), Platyhelminthes (Catenulida e Turbellaria morf.1), Nematoda, Rotifera (Bdelloidea - 5 gêneros, Monogononta - 5 espécies), Tardigrada, Crustacea *Ectocyclops bromelicola* Kiefer, 1935 (Cyclopoida), *Bryocamptus* sp. (Harpacticoida) e *Elpidium* sp. (Ostracoda) e Collembola (Hexapoda). Os

organismos com dispersão ativa (> 1 mm): Platyhelminthes Turbellaria morf.2 ($n = 2$); Annelida (Olygochaeta) e 11 morfotipos de Hexapoda: Coleoptera (Scirtidae) e Diptera (Ceratopogonidae, Culicidae, Chironomidae, Periscelidade, Psychodidae e Stratiomyidae) e um gênero – *Toxorhynchites* sp. (Culicidae). Ao longo do estudo, a água acumulada nos tanques apresentou temperatura média de $23,6 \pm 1.4$ °C e pH ácido (pH = 5) (Tabela S4).

3.2. A área e o isolamento afetam a riqueza e abundância de organismos com dispersão passiva?

Todas as espécies dispersadas passivamente apresentaram influência positiva da área da ilha (Tabela 2). Ilhas maiores apresentaram 12% mais espécies que ilhas menores ($F = 7,601$, $p < 0,01$), confirmando a relação espécies-área (Figura 2A). Por outro lado, apenas a abundância das espécies com dispersão passiva apresentou um padrão inversamente proporcional ao isolamento ($F = 8.578$, $p < 0,0001$; Figura 3A). Em ilhas grandes e pequenas, houve redução de 58,5% no número de indivíduos sob um isolamento de 80 m e de 85,2%, à 160 m. Mas para as ilhas pequenas à 200 m, a redução é de 87,2%.

Analisando isoladamente os grupos funcionais, a riqueza de protistas, crustáceos e a riqueza e abundância de rotíferos também foram significativamente afetadas pela área. Ilhas grandes apresentaram entre 14% e 20% mais espécies desses grupos que ilhas pequenas ($p < 0,05$). A diferença na riqueza de protistas e rotíferos foi mais acentuada nas ilhas grandes e pequenas à 40 m, aumentando 33,8% (Figura 2C) e 48% (Figura 2D), respectivamente. O mesmo padrão foi observado para a abundância de rotíferos, 96% maior nas ilhas grandes à 40 m (Figura 3D). Em relação ao isolamento das ilhas, apenas a abundância de protistas decresceu (86%) a uma distância de 160 m ($p = 0,0001$, Figura 2E). Por outro lado, a abundância de crustáceos aumentou 346% nas ilhas grandes sob a mesma distância, alcançando 112,2 ind.ml⁻¹ ($p < 0,0001$, Figura 3E).

3.3 A área e o isolamento afetam a riqueza e abundância de organismos com dispersão ativa?

Tanto a riqueza quanto a abundância das espécies com dispersão ativa (Figura 2B e 3B) foram afetados pela área, isolamento e a interação entre esses fatores. Ilhas grandes apresentam 12,2% mais espécies e 17,8% mais indivíduos que ilhas pequenas ($p < 0,05$). O tamanho das ilhas influenciou de forma distinta os padrões de riqueza e abundância em relação ao

isolamento. A riqueza e abundância em ilhas grandes aumentaram até 27% com a distância ($p = 0,0005$), porém nas ilhas pequenas não foram observadas tendências.

3.4 A área e o isolamento afetam a equitabilidade de espécies com dispersão passiva e ativa?

Em relação a toda a comunidade, nós observamos que a diversidade alfa (riqueza e índice de Shannon) mostrou uma relação positiva com a área (Tabela 2, Figura 4A, 4C, 4E). A riqueza total e diversidade foram 13% e 19% maiores nas ilhas grandes. Por outro lado, apenas a abundância total nas ilhas pequenas apresentou relação negativa com o isolamento, com a redução máxima de 87% a 200 m ($F=8,576$, $p<0,0001$). Enquanto, a diversidade (índice de Shannon - $q=1$) aumentou 32% com o isolamento das ilhas grandes e pequenas ($p<0,05$). Ao controlarmos o efeito da abundância sobre o número de espécies, a riqueza rarefeita (S_n) mostrou uma tendência de aumento na homogeneidade das populações com o aumento da distância ($p<0,01$; Figura 4G). Sendo esse efeito resultado do aumento na homogeneidade das espécies mais comuns, principalmente nas ilhas menores (Figura 4I). Ao longo do tempo, tanto a riqueza quanto a abundância aumentaram de forma significativa (Figura 4B, 4D). Enquanto, o índice $q=1$, a riqueza rarefeita e a probabilidade de encontro específico (S_{PIE}) diminuíram a partir de 26 dias de experimentação. Esse padrão é resultado de um aumento na dominância de espécies mais comuns (Figura 4H, 4J) ao longo do tempo.

Em relação ao tamanho das ilhas, a análise dos grupos funcionais mostra que apenas os organismos com dispersão passiva, principalmente os protistas, apresentaram maior homogeneidade nas ilhas grandes ($p<0,01$; Figura 5A, 5C). Quanto ao isolamento, o efeito sobre a homogeneidade foi mais forte sobre as ilhas pequenas. Nas populações com dispersão passiva aumentou em 13% ($p<0,01$; Figura 5A), enquanto para as espécies com dispersão ativa, aumentou 26% apenas sob uma distância de 80 m ($p=0,01$; Figura 5B). A interação entre área e isolamento foi mais importante para rotíferos, com aumento de 27% na homogeneidade com o isolamento de ilhas pequenas e redução de 18% com o isolamento das ilhas grandes ($F = 4.39$, $p<0,01$; Figura 5D). Por outro lado, crustáceos apresentaram apenas redução (13,4%) na homogeneidade com o isolamento das ilhas grandes ($F = 0,94183$; $p<0,05$; Figura 5E). Os Tardigrada, Nematoda, Collembola e planárias Catenulida (bentos) compõe o único grupo não afetado por nenhum parâmetro espacial.

4. DISCUSSÃO

A expansão da Teoria de Biogeografia de Ilhas incluindo, por exemplo, atributos de espécies, tem contribuindo fortemente para o avanço da teoria ecológica, principalmente em escala macroecológica (GUZMAN et al. 2017, JACQUET et al. 2017). Neste estudo demonstramos que algumas predições, analisadas sob uma escala ampla, podem ser generalizadas para organismos e comunidades em escalas menores (manchas de bromélias). Especificamente, demonstramos que (i) o tamanho da mancha tem efeito positivo sobre a riqueza e abundância das espécies, mas este efeito não é universal. Por um lado, organismos com dispersão passiva (protistas, rotíferos e crustáceos) apresentam maior riqueza com o aumento da área. Mas apenas a abundância de rotíferos, crustáceos e espécies com dispersão ativa aumenta com a área; (ii) O isolamento das manchas tem efeitos negativos apenas sobre a abundância das espécies com dispersão passiva (protistas e rotíferos). Porém tanto a riqueza quanto a abundância das espécies com dispersão ativa e dos microcrustáceos aumentam com o isolamento; (iii) Maior diversidade em manchas maiores e mais isoladas é resultado direto de uma maior homogeneidade nas populações. Organismos com dispersão passiva apresentam populações mais homogêneas em ilhas maiores, enquanto espécies com dispersão ativa apresentam maior homogeneidade em ilhas mais isoladas. Esses resultados mostram que espécies com dispersão passiva, principalmente protistas e rotíferos tem distribuição mais limitada. Enquanto microcrustáceos apresentaram um padrão de distribuição semelhante as espécies com dispersão ativa. Isso pode sugerir que espécies cuja dispersão é a forésia se distribuem da mesma forma que seus potenciais vetores. Além disso, confirma que espécies com maior tamanho corporal não são limitadas pela distância entre as manchas, colonizando aquelas mais isoladas, como prevê a teoria alométrica de biogeografia de ilhas (JACQUET et al. 2017).

4.1. A área e o isolamento afetam a riqueza e abundância de organismos com dispersão passiva?

É conhecido que bromélias maiores apresentam maior superfície foliar, maior capacidade de armazenamento e maior tempo de retenção de água (ZOTZ e THOMAS 1999, ARAÚJO et al. 2007, COGLIATTI-CARVALHO 2010). O aumento da área também é considerado um fator determinante para o aumento no acúmulo de detritos e na produtividade dentro dos tanques (SRIVASTAVA e LAWTON 1998, RICHARDSON 1999). Por sua vez, habitats mais produtivos podem suportar um maior número de espécies especialistas, pois

apresentam taxas de competição menores por utilizarem recursos distintos. Habitats maiores também podem aumentar a viabilidade das populações pelo aumento na abundância, pois existe maior quantidade de energia disponível no sistema (e.g. hipótese de mais indivíduos, SRIVASTAVA e LAWTON 1998, STORCH et al. 2018). Por outro lado, habitats menos produtivos tendem a abrigar maior abundância de espécies generalistas. Em nosso estudo, isso confirma porque manchas maiores apresentaram mais espécies e maior abundância de organismos. Ainda assim, nossos resultados revelaram que o efeito da área sobre a abundância é contingente para certos grupos. Como é o caso dos protistas, cuja abundância foi semelhante entre manchas grandes e pequenas. A maior interceptação de recursos (detritos) para essas espécies detritívoras, pode ter reduzido as taxas de extinção, estabilizando a comunidade em termos de abundância e minimizado o efeito da área sobre o grupo (WALKER et al. 2010, CARRIAS et al. 2012, BUSSE et al. 2018).

Como prevê a teoria de biogeografia de ilhas, é esperado que o aumento do isolamento cause um decréscimo na riqueza e na abundância das espécies. Uma vez que a dispersão se torna menos frequente e o reduzido número de colonizadores tendem a aumentar as taxas de extinção das populações (MACARTHUR e WILSON 1967, KADMON e ALLOUCHE 2007). Em nosso estudo, o isolamento não apresentou efeito negativo sobre a riqueza. Com base nos testes de dispersão (Apêndice 1), nós acreditamos que embora relativamente infrequente, a dispersão realizada pelo vento, chuvas e animais também podem explicar porque ilhas a diferentes distâncias apresentam riquezas semelhante. As espécies transportadas por essas fontes apresentam reprodução partenogenética (e.g., rotíferos) se multiplicam rapidamente sob condições favoráveis. Logo a colonização de um único indivíduo pode estabelecer uma nova população (DE MEESTER et al. 2002, ORTELLS et al. 2014). Por outro lado, a redução na abundância de espécies com dispersão passiva e os protistas com o isolamento, sugere que sua dispersão é mais limitada e corrobora com as predições propostas por Jacquet et al. (2017) (predição 1.1.1).

O levantamento das fontes de propágulos também aponta a existência de uma menor similaridade entre a comunidade com dispersão passiva encontrada em bromélias e a transportada pela chuva, vento e forésia (Apêndice 1). Desse modo, argumentamos que essas espécies ocorrem exclusivamente associada as bromélias, uma vez que possui baixa ou nenhuma similaridade com outras fontes. Ainda assim, registramos frequentemente anuros e macroinvertebrados (Orthoptera, Odonata e Arachnida) mergulhando nos tanques ao longo da

experimentação, sendo potenciais agentes no estabelecimento de alguns microcrustáceos, como Ostracoda (SABAGH et al. 2014, ARAÚJO et al. 2019).

4.2 A área e o isolamento afetam a riqueza e abundância de organismos com dispersão ativa?

De acordo com a teoria alométrica e trófica de biogeografia de ilhas (JACQUET et al. 2017), organismos com maior tamanho corporal (> 1 mm) podem ser mais afetados pela redução da área e apresentarem maior taxa de extinção em manchas menores. Em nosso estudo, observamos que tanto a riqueza quanto a abundância de espécies com dispersão ativa apresentaram efeito positivo para área e isolamento (predição 1.2.2). Esses estágios larvais aquáticos de macroinvertebrados são mais exigentes e necessitam de habitats maiores para que suas populações se mantenham viáveis (KITCHING 2000, GONZÁLEZ et al. 2014, ROMERO et al. 2016). Além disso, suas formas adultas aladas podem se distribuir em distâncias superiores a 5 km (SERVICE 1997), colonizando habitats mais isolados (ex.: larvas de *Culex* em poças temporárias, SHULMAN e CHASE 2007). De forma inesperada, padrão semelhante foi observado para microcrustáceos (Cyclopoida, Harpacticoida e Ostracoda). Nós acreditamos que a dispersão via forésia é o principal determinante dessa distribuição, uma vez que ela conecta a distância percorrida pela fauna com dispersão ativa e a distribuição alcançada por esses microcrustáceos (JENKINS et al. 2007).

Nós também assumimos que interações interespecíficas, estabelecidas teias tróficas menores, são capazes de explicar porque as manchas de bromélias investigadas apresentaram os padrões descritos (ver CHASE e MYERS 2011, GODSOE et al. 2017). Na ausência de grandes predadores (ex.: Odonata), a presença de larvas de mosquito (predadores onívoros) e microcrustáceos generalistas (Copepoda) desencadeiam efeitos top-down sobre a comunidade de protistas, rotíferos e outros microinvertebrados (KNEITEL e MILLER 2002, WALKER et al. 2010, WIACKOWSKI e KOCERBA-SOROKA 2017). Por isso as manchas mais isoladas apresentaram menor a abundância de protistas e rotíferos, por que existe uma maior abundância desses predadores nas manchas mais distantes.

4.3 A área e o isolamento afetam a equitabilidade de espécies com dispersão passiva e ativa?

Manchas maiores também tendem a apresentar maior homogeneidade, pois que há maior quantidade de recursos e maior imigração. Isso garante um aumento na riqueza e diversidade, enquanto a variância entre as abundâncias tende a diminuir (BELL 2000). Porém, espécies com dispersão passiva apresentam um padrão estocástico de distribuição, o que leva a diminuição na colonização e na homogeneidade das populações. Enquanto espécies com dispersão ativa tendem a ter populações mais homogêneas devido a maior taxa de dispersão (ver LECRAW et al. 2014). Nesse contexto, manchas menos isoladas podem apresentar maior homogeneidade de dispersores passivos, enquanto manchas mais isoladas podem apresentar maior homogeneidade de espécies com dispersão passiva. Nossos resultados mostram que apenas a homogeneidade (S_n) de protistas foi positivamente correlacionada com a área. Para os demais grupos, os valores de S_n são semelhantes entre manchas pequenas e grandes indicando que mudanças no número de indivíduos (N) contribuem fortemente para os padrões de riqueza observados (CHASE et al. 2018). Para toda a comunidade, o aumento da diversidade com a área é resultado de uma maior homogeneidade nas ilhas grandes. Porém, o aumento significativo da diversidade com o isolamento pode resultar de uma maior colonização tanto por espécies com dispersão ativa e crustáceos dispersos por forésia.

5. CONCLUSÃO

Nosso sistema demonstra experimentalmente como a área e o isolamento de habitats insulares são importantes preditores da distribuição de organismos aquáticos em níveis tróficos mais basais, conforme as previsões da Teoria Alométrica e Trófica de Biogeografia de Ilhas. Como já descrito em diversos estudos, nós também observamos uma forte relação riqueza-área para todos os grupos estudados. Quanto ao isolamento, organismos com dispersão passiva mediada pelos ventos e chuvas apresentaram redução na abundância com o aumento da distância, enquanto organismos com dispersão passiva mediada por forésia e dispersores ativos apresentam uma relação positiva com a distância. Acreditamos que o registro de uma dispersão similar entre microcrustáceos e as espécies com dispersão ativa pode sugerir que a forésia é um dos principais mecanismos para a colonização de bromélias. Novos estudos, investigando organismos maiores, como anuros e aranhas que mergulham nos tanques podem ajudar a reforçar esses achados. Nós também acreditamos que esses padrões de riqueza, abundância e diversidade são resultado de um efeito combinado entre a ação predatória dos macroinvertebrados e do limite de dispersão das presas, que restringem a amplitude de distribuição. Esse estudo ajudar a prever como organismos com distintos modos de dispersão

são afetados pelo tamanho e isolamento de seus habitats e quais as consequências sobre a estrutura da comunidade.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos à Felipe Santos, Mylena Cruz e Karine Rito pelo auxílio nas primeiras fases do experimento; à equipe de funcionários da Estação Ecológica do Tapacurá por todo o suporte técnico e ao apoio logístico da Universidade Federal Rural de Pernambuco. O primeiro autor recebe bolsa de estudo fornecida pela CAPES, a qual financiou parcialmente este estudo a partir da verba PROAP 2017/2018.

FIGURAS E TABELAS

Figura 1. A) Modelo esquemático do “arquipélago de bromélias” estabelecido no Refúgio da Vida Silvestre – Mata do Camucim, Pernambuco, Brasil ($8^{\circ}2'7.387''$ S; $35^{\circ}11'16.646''$ W). B) Predições para riqueza, abundância e uniformidade de espécies com dispersão passiva e ativa em relação a área e o isolamento de manchas de bromélias.

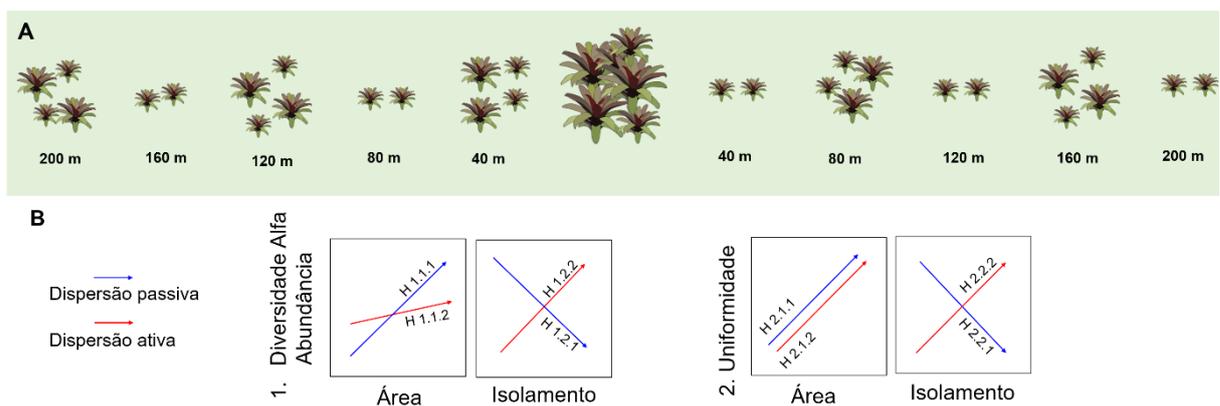


Tabela 1. Sumário das hipóteses e predições para os efeitos da área e isolamento sobre espécies com dispersão ativa e passiva em manchas de bromélias *Aechmea fulgens*.

Variável dependente	Variável preditora	Hipótese alternativa 1	Hipótese alternativa 2
1. Diversidade Alfa e Abundância	1.1. Área	Maior riqueza de dispersores passivos em ilhas grandes	Maior riqueza de dispersores ativos em ilhas pequenas
	1.2 Isolamento	Riqueza de dispersores passivos inversamente proporcional ao isolamento	Riqueza de dispersores ativos diretamente proporcional ao isolamento
2. Homogeneidade	2.1. Área	Se o aumento da área favorecer a colonização, logo favorece abundâncias uniformes de espécies com dispersão passiva	Se o aumento da área favorecer a oviposição, logo favorece abundâncias uniformes de espécies com dispersão ativa
	2.2 Isolamento	Ilhas menos isolada são colonizadas mais rapidamente por espécies com dispersão passiva, logo seria observada maior homogeneidade para o grupo	Ilhas mais isoladas são colonizadas preferencialmente por espécies com dispersão ativa, logo seria observada maior homogeneidade para o grupo

Tabela 2. Efeitos isolados e interativos da área (mancha grande e pequena) e do isolamento (40, 80, 160 e 180 m) sobre a comunidade de organismos aquáticos associados com modelos lineares de efeito misto (lme – ANOVA). Sn: Riqueza rarefeita é uma medida para equitabilidade, uma vez que sumariza o possível efeito da abundância sobre a riqueza. S_PIE: probabilidade de encontro específico, define se as mudanças na equitabilidade são determinadas pela abundância relativa das espécies mais comuns. Graus de liberdade: área = 1; isolamento = 4, área~isolamento = 4. Efeitos significativos em negrito ($p < 0,05$).

Variável resposta	Área		Isolamento		Área X Isolamento	
	F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Riqueza total (q=0)	14.391	0.0003	0.593	0.6211	3.998	0.0103
Abundância total (N)	0.114	0.7363	8.576	<0.0001	1.805	0.1525
Índice de Shannon (q=1)	4.529	0.0363	3.887	0.0118	1.015	0.3901
Riqueza rarefeita (Sn)	3.506	0.646	5.061	0.0029	0.991	0.401
S_PIE	1.950	0.1662	2.335	0.0797	0.778	0.509
Riqueza (passivos)	8.885	0.0038	1.953	0.1273	3.963	0.0108
Riqueza (ativos)	4.407	0.0388	4.369	0.0066	2.978	0.0361
Riqueza - Protista	4.844	0.0305	1.409	0.246	2.175	0.097
Riqueza - Rotifera	5.624	0.02	2.174	0.0971	5.447	0.0018
Riqueza - Crustacea	4.132	0.0452	1.491	0.2229	2.128	0.1027
Riqueza - bentos	1.090	0.2994	1.227	0.3051	1.863	0.1421
Abundância (passivos)	0.113	0.7373	8.578	<0.0001	1.804	0.1527
Abundância (ativos)	4.975	0.0284	6.613	0.0005	3.804	0.0131
Abundância - Protista	0.083	0.7739	8.567	0.0001	1.801	0.153
Abundância - Rotifera	7.188	0.0088	1.638	0.1868	4.271	0.0074
Abundância - Crustacea	18.277	0.0001	19.135	<0.0001	5.406	0.0019
Abundância - bentos	1.019	0.3156	0.776	0.5106	1.363	0.2598
Riqueza (Sn) - passivos	7.60108	0.0072	4.29021	0.0072	0.51621	0.6722
Riqueza (Sn) - ativos	0.1628	0.6876	4.4217	0.0062	0.7488	0.5261
Riqueza (Sn) - Protista	6.0466	0.016	0.73042	0.5367	1.30298	0.2789
Riqueza (Sn) - Rotifera	0.0356	0.8529	0.0271	0.9939	4.3889	0.0064
Riqueza (Sn) - Crustacea	2.89379	0.0926	0.94183	0.04243	1.36075	0.2604
Riqueza (Sn) - bentos	1.48565	0.2263	1.61134	0.1929	1.39081	0.2513

Figura 2. Riqueza (S) de organismos com dispersão passiva (A) e ativa (B) presentes no arquipélago de bromélias. Os organismos passivos foram divididos protistas (C); Rotifera (D); Crustacea (E) e bentos – Nematoda, Tardigrada, Collembola e Turbelaria (F).

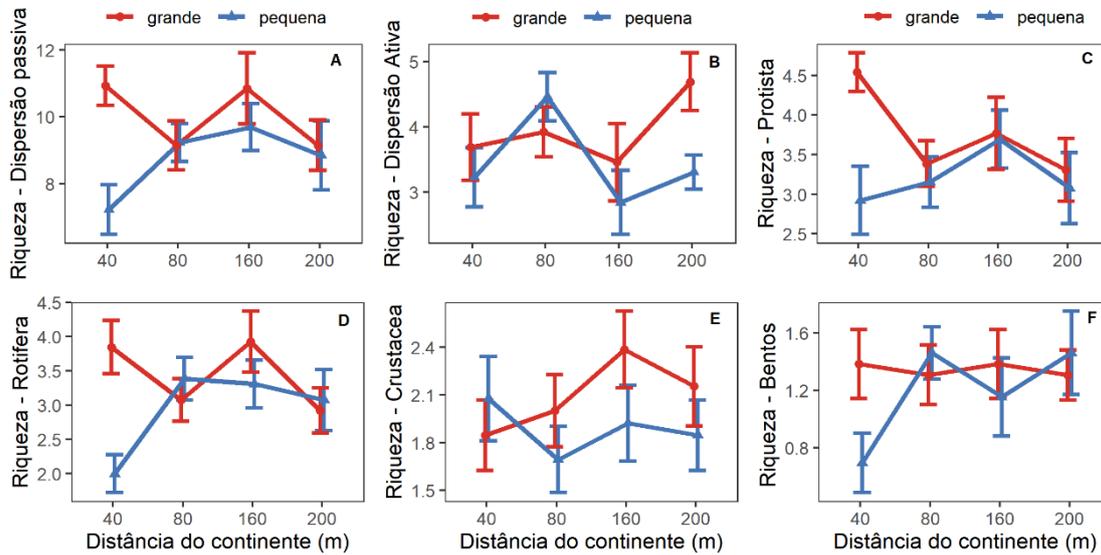


Figura 3: Abundância (N) de organismos com dispersão passiva (A) e ativa (B) presentes no arquipélago de bromélias. Os organismos passivos foram divididos protistas (C), Rotifera (D), Crustacea (E) e bentos – Nematoda, Tardigrada, Collembola e Turbelaria (F).

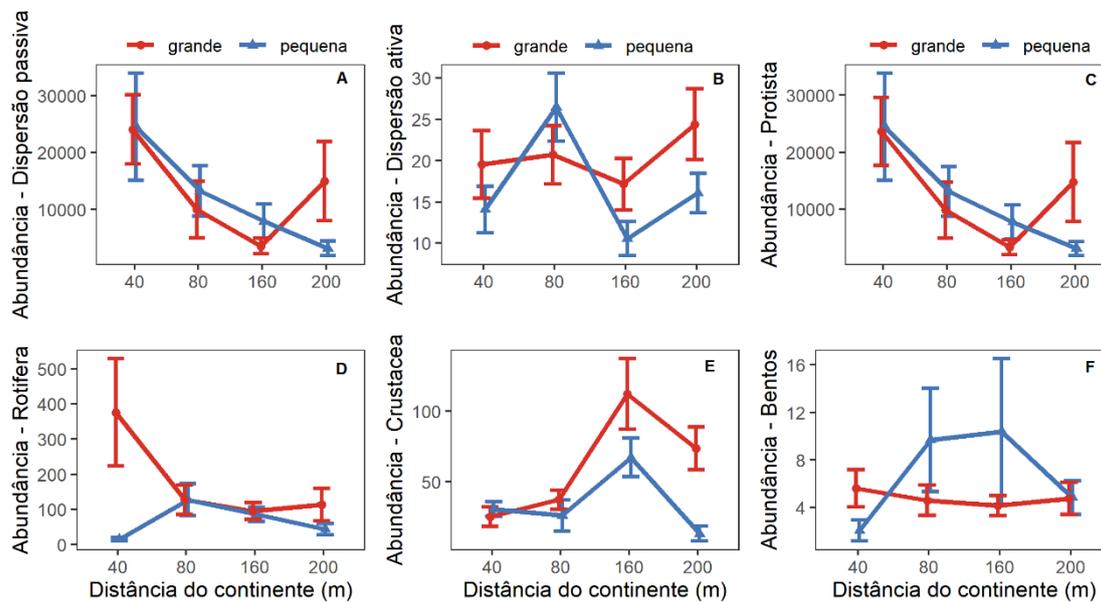


Figura 4. Diversidade alfa da comunidade de organismos aquáticos associados a manchas de bromélias (ilhas) grandes e pequenas, sob isolamentos de 40, 80, 160 e 200 m a partir do continente e ao longo do tempo (88 dias). Riqueza total – S; Abundância – N; Diversidade Shannon – $q=1$; Riqueza rarefeita – Sn; Probabilidade de encontro interespecífico – S_PIE.

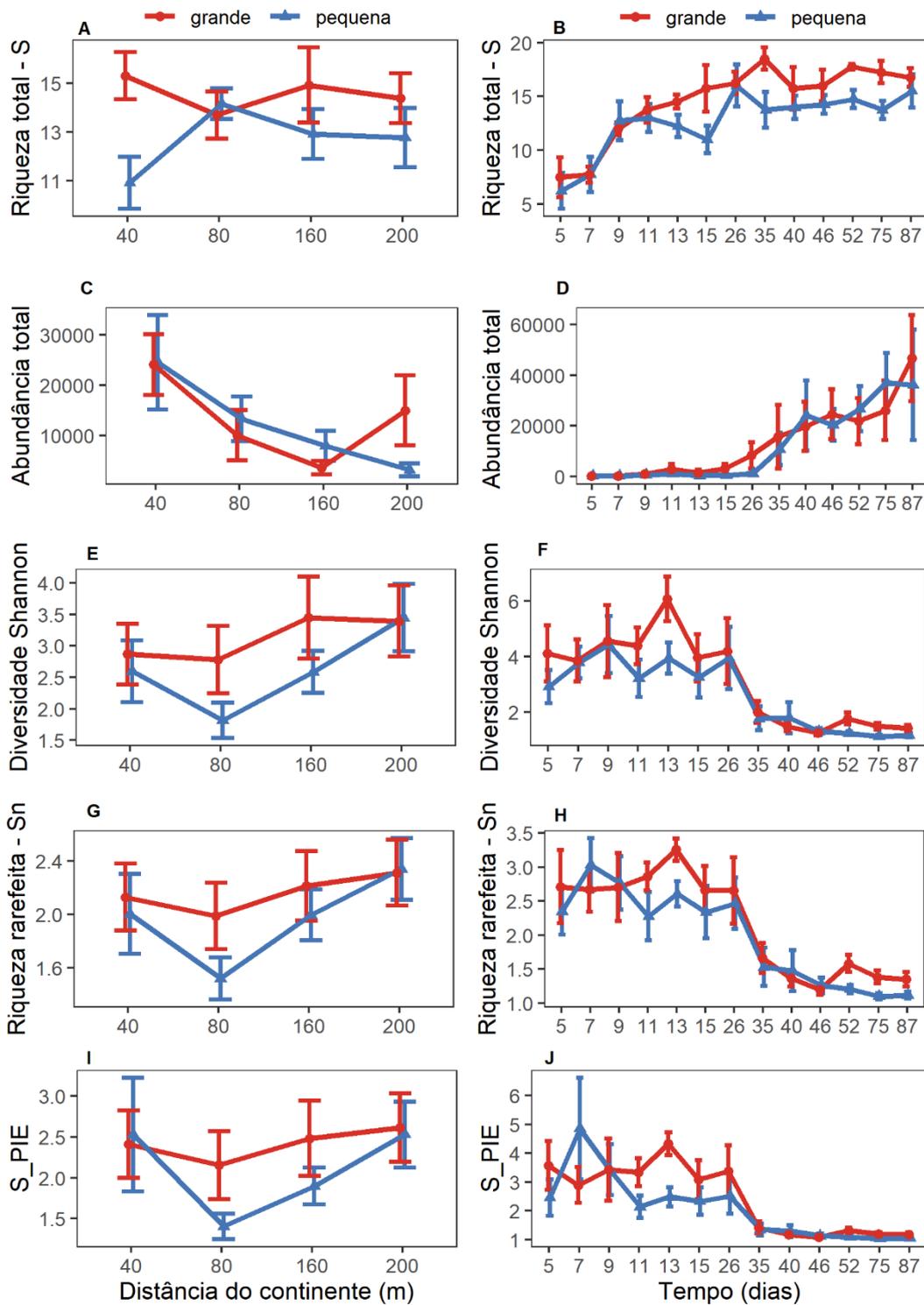
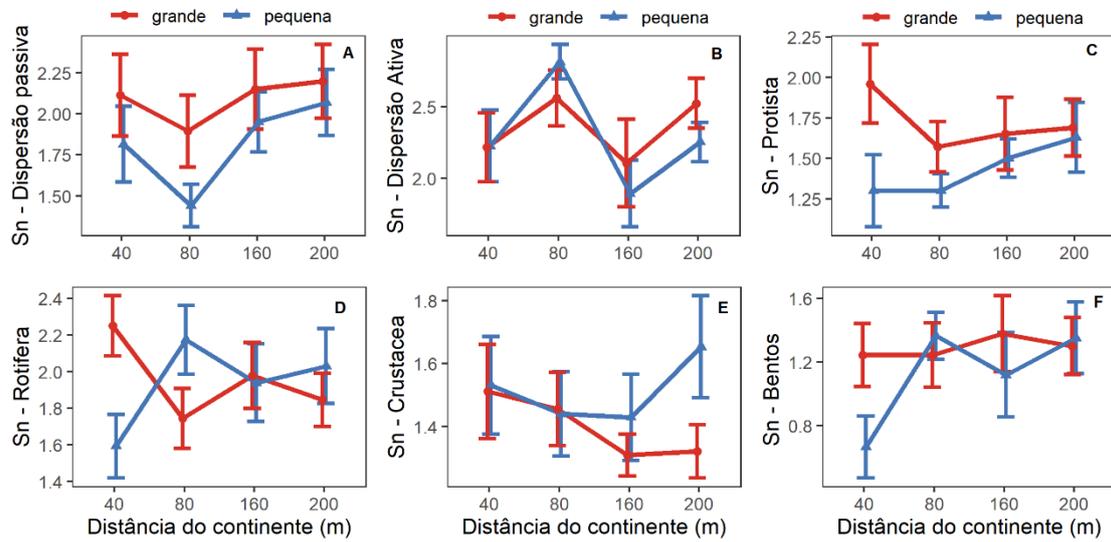


Figura 5: Riqueza rarefeita (Sn) de organismos com dispersão passiva (A) e ativa (B) presentes no arquipélago de bromélias. Os organismos passivos foram divididos protistas (C), Rotifera (D), Crustacea (E) e bentos – Nematoda, Tardigrada, Collembola e Turbelaria (F).



MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Abundância média e desvios para os tempos iniciais (t1-t2), médios (t3-t6) e finais (t7-t13) de organismos aquáticos associados a ilhas de bromélias em relação ao tamanho, grande (10 bromélias) e pequena (4 bromélias). (+) Táxons cujos valores de abundância foram apresentados no formato ind./ml. Para os demais grupos consideramos o número total de organismos em 30 ml. (*) grupo funcional que pode conter mais de uma espécie.

	GRANDE						PEQUENA					
	t1-t2		t3-t6		t7-t13		t1-t2		t3-t6		t7-t13	
Eubacteria (Cyanobacteria) +												
Nostocales	---		0.003±	0.013	---		---		---		0.04±	0.19
Plantae (Desmidiales) +												
<i>Closterium</i>	---		---		---		---		---		0.11±	0.57
Chromista +												
Bacillariophyta												
<i>Pinnularia</i>	0.5±	1.07	0.31±	0.6	2.93±	3.91	---		1.38±	3.05	9.43±	13.91
<i>Hantzschia</i>	---	---	---		---		---		---		0.07±	0.38
Ciliophora +												
Fitoflagelados *	1.5±	1.51	14.25±	23.95	1033.88±	1067.73	4.50±	7.27	17.63±	27.34	1090.18±	1202.49
Colpodea	1.51±	2.97	5.44±	17.17	0.46±	1.29	4.14±	10.1	2.83±	7.11	0.29±	0.85
Oligohymenophorea (G)	---		22.01±	55.33	8.7±	22.97	---		0.06±	0.12	0.04±	0.19
Oligohymenophorea (M)	1.21±	1.47	19.27±	35.81	29.2±	69.62	0.25±	0.46	4.55±	7.9	1.36±	2.4
Oligohymenophorea (P)	0.92±	1.79	32.44±	48.12	67.14±	115.04	3.11±	5.04	0.81±	1.05	2.63±	6.83
Cercozoa +												
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	---		---		0.21±	0.5	---		0.25±	0.58	0.5±	0.84
Protozoa +												
Amoebozoa												
Tecameba	---		---		0.07±	0.38	---		---		---	
Platyhelminthes												
Catenulida	0.13±	0.35	5.63±	3.86	2.46±	3.38	1±	2.14	4.88±	6.2	1.04±	1.62

Collembola	---	0.06± 0.25	0.07± 0.26	---	0.06± 0.25	0.07± 0.26
Coleoptera - morf.1	---	0.06± 0.25	---	---	---	---
Scirtidae	---	---	0.18± 0.48	---	---	---
Diptera						
larva_desc_dip	---	---	0.07± 0.26	---	---	0.21± 0.42
Ceratopogonidae (Forcipomyiinae)	---	0.06± 0.25	0.64± 0.78	---	---	0.36± 0.87
Culicidae	0.88± 1.36	15.38± 8.17	7.93± 5.63	0.25± 0.71	8.38± 5.82	7.68± 6.62
<i>Toxorhynchites</i>	---	0.19± 0.54	0.04± 0.19	---	---	0.04± 0.19
Chironomidae	0.13± 0.35	0.13± 0.34	1.75± 1.88	0.13± 0.35	0.19± 0.4	1.07± 2.05
Empididae	---	0.25± 0.45	0.04± 0.19	0.13± 0.35	0.94± 1.73	0.07± 0.26
Perisclididae	0.5± 0.76	0.44± 0.51	0.64± 0.78	0.75± 0.89	0.81± 1.22	0.46± 0.92
Psychodidae	0.75± 1.39	0.31± 0.79	3.± 3.67	0.13± 0.35	1.56± 3.65	3.18± 4.75
Stratiomyidae	---	0.25± 0.58	0.21± 0.5	0.5± 1.41	---	0.36± 0.56
Pupa	---	0.06± 0.25	0.21± 0.42	---	---	0.36± 0.56

Tabela S2. Abundância média e desvios para os tempos iniciais (t1-t2), médios (t3-t6) e finais (t7-t13) de colonização de organismos aquáticos associados a ilhas de bromélias em relação ao isolamento (40 e 80 m) a partir do continente. (+) Táxons cujos valores de abundância foram apresentados no formato ind./ml. Para os demais grupos consideramos o número total de organismos em 30 ml. (*) grupo funcional que pode conter mais de uma espécie.

	40 m			80 m		
	t1-t2	t3-t6	t7-t13	t1-t2	t3-t6	t7-t13
Eubacteria (Cyanobacteria) +						
Nostocales	---	0.006± 0.018	---	---	---	---
Plantae (Desmidiales) +						
<i>Closterium</i>	---	---	---	---	---	---
Chromista +						
Bacillariophyta						
<i>Pinnularia</i>	---	0.50± 1.07	1.21± 1.85	---	0.88± 0.99	3.14± 3.25
<i>Hantzschia</i>	---	---	---	---	---	---
Ciliophora +						
Fitoflagelados *	1± 2	15± 16.9	2051.14± 1326.7	8.25± 9.18	40± 37.82	1007.79± 894.2
Colpodea	1.01± 1.99	10.38± 23.93	0.57± 1.16	0.28± 0.48	0.13± 0.35	---
Oligohymenophorea (G)	---	43.94± 73.91	15.43± 31.37	---	0.16± 0.35	---
Oligohymenophorea (M)	1.40± 1.74	35.91± 45.64	36.43± 87.33	0.25± 0.5	1.07± 1.13	2± 3.23
Oligohymenophorea (P)	1.26± 2.49	43.75± 64.77	43.94± 99.97	5.76± 6.22	7.63± 12.57	18.22± 30.45
Cercozoa +						
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	---	0.25± 0.71	0.14± 0.36	---	0.13± 0.35	0.36± 0.74
Protozoa +						
Amoebozoa						
Tecameba	---	---	---	---	---	0.14± 0.53
Platyhelminthes						
Catenulida	0.75± 0.96	6.13± 2.75	1.79± 4.23	1.5± 3	5.38± 5.04	1.57± 2.56

Turbellaria.morf1	---	---	0.14± 0.36	0.25± 0.5	---	0.07± 0.27
Nematoda	---	1.38± 1.3	0.64± 1.08	0.75± 0.96	1.13± 0.83	7.14± 15.52
Rotifera						
Bdelloidea						
<i>Adineta</i> sp.	0.5± 1	0.88± 1.36	0.29± 0.61	0.25± 0.5	1.88± 1.64	0.21± 0.43
<i>Didymodactylos</i> sp.	---	18.5± 49.12	44.50± 116.84	0.75± 0.96	20.5± 56.38	79± 115.11
<i>Dissotrocha</i> sp.	---	---	1.93± 7.22	---	0.38± 0.52	20.43± 42.76
<i>Embata</i> sp.	0.25± 0.5	12.13± 19.58	117.93± 177.49	---	20± 26.91	8± 16.86
<i>Philodina</i> sp.	4.75± 3.86	11.88± 12.6	60.14± 190.41	9.5± 5.92	10± 11.31	70.21± 89.34
Monogononta						
<i>Colurella</i> sp.	---	---	---	---	---	1.43± 5.35
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	---	0.25± 0.46	102.57± 316.52	---	0.63± 1.06	23.79± 30.58
<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)	---	0.25± 0.71	5.71± 16.51	---	---	---
<i>Lecane stichaea</i> Haring, 1913	---	0.13± 0.35	3.07± 10.66	---	---	---
<i>Lepadella donneri</i> Koste, 1972	---	---	---	---	---	---
Annelida						
Olygochaeta (Naididae)	1.25± 1.89	2.75± 1.75	8.50± 7.43	1.50± 1	4.63± 4.98	10± 7.88
Tardigrada	---	---	0.07± 0.27	---	---	0.07± 0.27
Arthropoda						
Crustacea						
Copepoda						
Cyclopoida						
<i>Ectocyclops bromelicola</i> Kiefer, 1935	---	---	3.5± 3.96	---	---	2.64± 4.4
Harpacticoida						
<i>Bryocamptus</i> sp.	0.25± 0.5	0.75± 1.39	7.64± 7.84	0.25± 0.5	0.88± 1.46	11.21± 27.83
nauplius	---	0.25± 0.71	1.14± 1.29	---	0.25± 0.46	1.86± 3.51
Ostracoda						
<i>Elpidium</i> sp.	9.25± 8.88	17.75± 14.8	26.07± 14.66	12.75± 13.25	17.5± 11.6	28.79± 19.18
Hexapoda						

Collembola	---	0.13± 0.35	0.07± 0.27	---	0.13± 0.35	0.07± 0.27
Coleoptera - morf.1	---	0.13± 0.35	---	---	---	---
Scirtidae	---	---	---	---	---	---
Diptera						
larva_desc_dip	---	---	0.21± 0.43	---	---	0.07± 0.27
Ceratopogonidae (Forcipomyiinae)	---	---	0.71± 1.07	---	0.13± 0.35	0.5± 1.02
Culicidae	---	9.13± 9.48	7.07± 4.97	0.75± 0.96	12.88± 5.84	10.79± 8.92
<i>Toxorhynchites</i>	---	---	---	---	---	---
Chironomidae	---	0.13± 0.35	2± 2.54	0.25± 0.5	---	0.93± 1.07
Empididae	---	0.13± 0.35	---	---	1.5± 2.27	0.14± 0.36
Perisclididae	0.5± 1	0.5± 0.76	0.5± 0.85	1.25± 0.5	0.75± 1.04	0.93± 1.07
Psychodidae	---	0.38± 0.52	3.71± 4.63	1.25± 1.89	3.25± 4.8	4.64± 4.92
Stratiomyidae	---	0.13± 0.35	0.07± 0.27	1± 2	---	0.36± 0.63
Pulpa	---	---	0.21± 0.43	---	---	0.36± 0.5

Tabela S3. Abundância média e desvios para os tempos iniciais (t1-t2), médios (t3-t6) e finais (t7-t13) de colonização de organismos aquáticos associados a ilhas de bromélias em relação ao isolamento (160 e 200 m) a partir do continente. (+) Táxons cujos valores de abundância foram apresentados no formato ind./ml. Para os demais grupos consideramos o número total de organismos em 30 ml. (*) grupo funcional que pode conter mais de uma espécie.

	160m			200m		
	t1-t2	t3-t6	t7-t13	t1-t2	t3-t6	t7-t13
Eubacteria (Cyanobacteria) +						
Nostocales	---	---	---	---	---	0.07± 0.27
Plantae (Desmidiales) +						
<i>Closterium</i>	---	---	0.21± 0.80	---	---	---
Chromista +						
Bacillariophyta						
<i>Pinnularia</i>	0.25± 0.5	0.5± 1.07	11.07± 14.45	0.75± 1.50	1.50± 4.24	9.30± 13.55
<i>Hantzschia</i>	---	---	---	---	---	0.14± 0.53
Ciliophora +						
Fitoflagelados *	1.75± 1.5	7± 11.7	472.5± 481.85	1± 0.82	1.75± 2.71	716.68± 1011.44
Colpodea	7.26± 14.49	4.13± 9.8	0.36± 0.84	2.75± 3.77	1.92± 3.2	0.58± 1.65
Oligohymenophorea (G)	---	0.03± 0.07	1.98± 3.81	---	0.03± 0.07	0.07± 0.27
Oligohymenophorea (M)	0.28± 0.49	7.86± 10.26	1.22± 2.19	1± 1.41	2.81± 5.79	21.48± 48.45
Oligohymenophorea (P)	0.81± 1.46	13.25± 23.43	4.79± 9.33	0.21± 0.43	1.88± 2.95	72.58± 134.76
Cercozoa +						
<i>Euglypha laevis</i> Perty, 1849	---	0.13± 0.35	0.64± 0.93	---	---	0.29± 0.61
Protozoa +						
Amoebozoa						
Tecameba	---	---	---	---	---	---
Platyhelminthes						
Catenulida	---	6.63± 7.61	1.07± 1.33	---	2.88± 3.8	2.57± 1.99

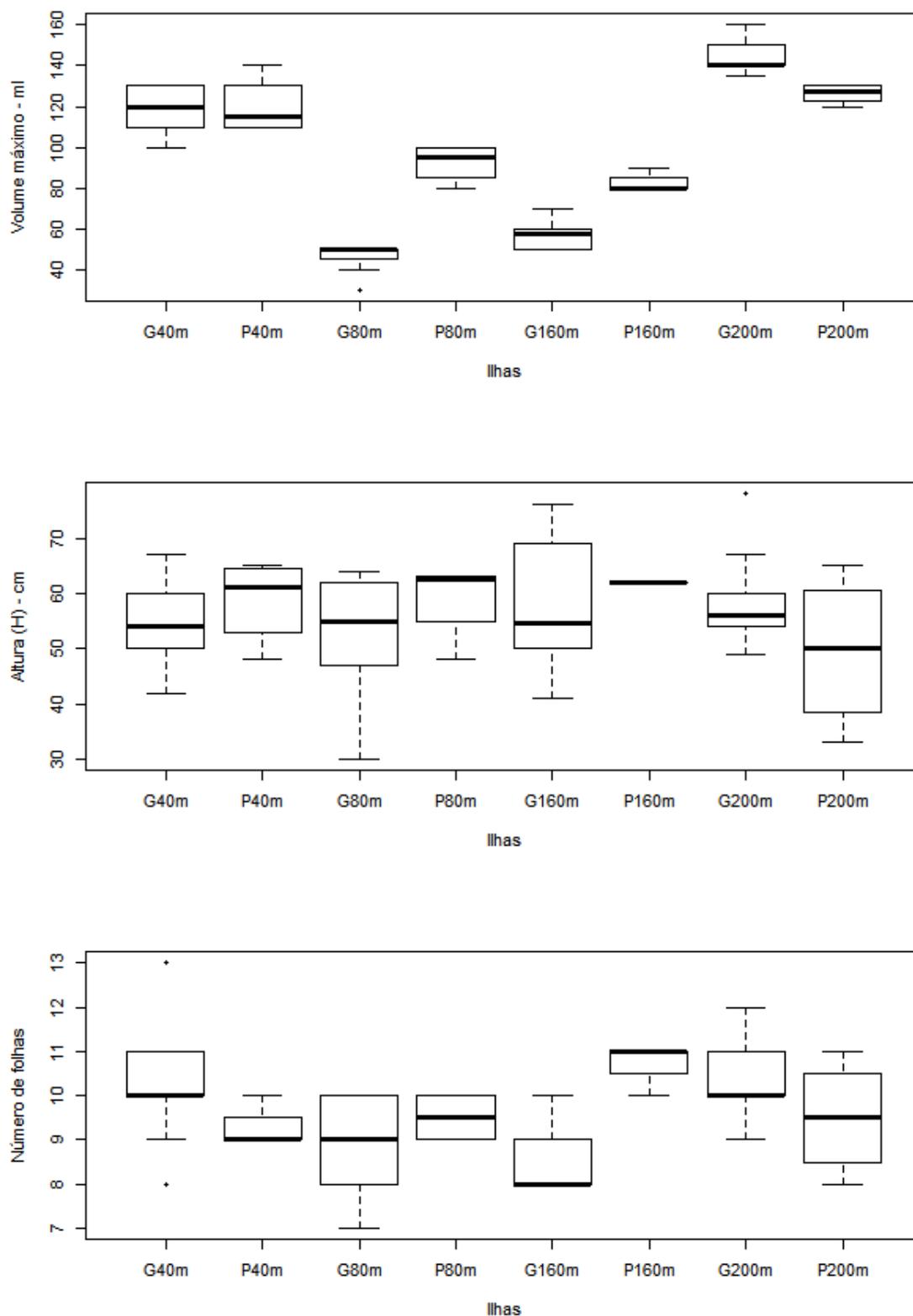
Turbellaria.morf1	---	---	0.21± 0.43	---	---	0.07± 0.27
Nematoda	---	1± 1.07	7.86± 20.88	1.25± 1.50	0.88± 0.83	3.57± 3.39
Rotifera						
Bdelloidea						
<i>Adineta</i> sp.	0.75± 0.96	1.75± 2.76	0.93± 1.77	---	0.5± 1.07	0.07± 0.27
<i>Didymodactylos</i> sp.	0.25± 0.5	23.75± 63.16	58.93± 75.15	0.5± 1	30.5± 84.66	26.07± 42.33
<i>Dissotrocha</i> sp.	---	---	2.71± 6.72	---	---	3.36± 10.59
<i>Embata</i> sp.	---	5.5± 6.74	5± 11.37	---	3± 2.51	1.36± 2.71
<i>Philodina</i> sp.	15± 13.74	20.13± 24.96	33.43± 45.78	8.5± 4.2	51.38± 116.87	15± 26.98
Monogononta						
<i>Colurella</i> sp.	---	---	1.43± 5.35	---	---	2.86± 7.26
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	---	0.88± 0.83	26.43± 25.8	---	5.13± 14.1	23.36± 31.84
<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)	---	0.25± 0.46	2.86± 7.26	0.25± 0.5	---	5.71± 12.22
<i>Lecane stichaea</i> Haring, 1913	---	0.13± 0.35	0.07± 0.27	---	---	---
<i>Lepadella donneri</i> Koste, 1972	---	---	1.57± 5.32	---	---	13.38± 26.68
Annelida						
Olygochaeta (Naididae)	---	2.63± 2.97	4.36± 4.41	1.75± 2.22	3.38± 4.07	13.43± 9.88
Tardigrada	---	---	0.14± 0.36	---	---	0.21± 0.58
Arthropoda						
Crustacea						
Copepoda						
Cyclopoida						
<i>Ectocyclops bromelicola</i> Kiefer, 1935	---	0.25± 0.46	6.71± 4.41	---	---	1.64± 1.78
Harpacticoida						
<i>Bryocamptus</i> sp.	---	0.5± 0.76	14.64± 15.56	0.75± 1.5	0.38± 0.52	11.64± 14.99
nauplius	---	0.63± 0.74	3.29± 4.14	---	0.38± 0.74	1.71± 1.38
Ostracoda						
<i>Elpidium</i> sp.	39.25± 43.52	50.25± 29.02	101.29± 74.49	22.25± 41.18	14.38± 15.5	50.57± 48.08
Hexapoda						

Collembola	---	---	0.07± 0.27	---	---	0.07± 0.27
Coleoptera - morf.1	---	---	---	---	---	
Scirtidae	---	---	0.21± 0.43	---	---	0.14± 0.53
Diptera						
larva_desc_dip	---	---	0.21± 0.43	---	---	0.07± 0.27
Ceratopogonidae (Forcipomyiinae)	---	---	0.5± 0.65	---	---	0.29± 0.47
Culicidae	---	10.88± 8.22	7.71± 4.25	1.5± 1.73	14.63± 7.78	5.64± 4.41
<i>Toxorhynchites</i>	---	---	0.07± 0.27	---	0.38± 0.74	0.07± 0.27
Chironomidae	---	0.13± 0.35	0.57± 0.94	0.25± 0.5	0.38± 0.52	2.14± 2.48
Empididae	---	0.13± 0.35	---	0.25± 0.5	0.63± 0.74	0.07± 0.27
Perisclididae	0.25± 0.5	0.25± 0.46	0.21± 0.58	0.5± 1	1± 1.31	0.57± 0.76
Psychodidae	---	---	2.71± 4.3	0.5± 0.58	0.13± 0.35	1.29± 2.02
Stratiomyidae	---	0.13± 0.35	0.29± 0.47	---	0.25± 0.71	0.43± 0.65
Pulpa	---	---	0.5± 0.65	---	0.13± 0.35	0.07± 0.27

Tabela. S4. Parâmetros ambientais e morfométricos médios para cada ilha estudada. Ilhas pequenas (P), Ilhas grandes (G). H: altura média, NF: número média de folhas, VTA – ml: volume total armazenado em ml, VMM – ml: volume máximo médio por bromélia em ml, CV – Coeficiente de variação do volume. A temperatura (°C) representa a média após as 13 amostragens. O pH foi mensurado apenas na última amostragem – 88 dias. CT – Continente, * NF foram apresentados com média (n=25), VM, foi apresentado como volume efetivo médio (n= 25 bromélias).

ILHAS	H	NF	VTA – ml	VMM – ml	CV	T - °C	pH
P200m	49.5 ±13.9 6	9.5	505	126.25 ±4.79	0.04	23.87 ±1.24	5
P160m	62 ±0.00	10.25	330	82.5 ±5.00	0.06	23.25 ±1.37	5
P80m	59 ±7.35	9.75	370	92.5 ±9.57 ±14.1	0.10	23.43 ±1.27	5
P40m	58.75 ±7.80	10	480	120 ±4	0.12	24.36 ±1.62	5
G200m	58.5 ±8.54	10.4	1440	144 ±7.38	0.05	23.35 ±1.36	5
G160m	57.7 ±11.8 3	8.6	570	57 ±6.32	0.11	23.23 ±1.23	5
G80m	52.4 ±11.1 4	8.8	460	46 ±6.58	0.14	23.53 ±1.41	5
G40m	54.4 ±7.06	10.3	1155	115.5 ±16.0 6	0.14	23.54 ±1.28	5
CT	34.60 ±6.31	9.24 *	1.73	25.43* ±13.9 3	0.19	24.24 ±0.86	4-5

Figura S1. Boxplot dos dados de volume máximo (ml), altura (cm) e número de folhas para cada mancha do arquipélago. P: mancha pequena; G = mancha grande.



REFERÊNCIAS

- ALHARBI, W.; PETROVSKII, S. Effect of complex landscapes geometry on the invasive species spread: Invasion with stepping stones. **Journal of Theoretical Biology**, v. 464, p. 85-97, 2019.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES GONÇALVES, J. L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- ANTIQUERA, P.A.P.; PETCHEY, O.L.; ROMERO, G.Q. Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. **Ecology Letters**, v. 21, n. 1, p. 72–82, 2018.
- APAC – AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA. 2018. Monitoramento pluviométrico – São Lourenço da Mata (Tapacurá - 267). Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/meteorologia/monitoramento-pluvio.php>>. Acesso em: 15 de outubro de 2019.
- ARAÚJO, V. A.; MELO, S. K.; ARAÚJO, A. P. A.; GOMES, M. L. M.; CARNEIRO, M. a. a. Relationship between invertebrate fauna and bromeliad size. **Brazilian journal of biology = Revista brasileira de biologia**, v. 67, n. 4, p. 611–617, 2007.
- ÅSTRÖM, J.; BENGTSSON, J. Patch size matters more than dispersal distance in a mainland-island metacommunity. **Oecologia**, v. 167, n. 3, p. 747–757, 2011.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B. M.; WALKER, S. C. Fitting linear mixed effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.
- BELL, G. The distribution of abundance in neutral communities. **American Naturalist**, v. 155, n. 5, p. 606–617, 2000.
- BENZING, D. H. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. Published by the press syndicate of the university of cambridge, p. 708, 2000.
- BESERRA, E. B.; CASTRO JR., F. P. de; SANTOS, J. W. dos; SANTOS, T. da S.; FERNANDES, C. R. M. Biologia e exigências térmicas de *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) provenientes de quatro regiões bioclimáticas da Paraíba. **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 6, p. 853–860, 2006.

BILTON, D. T.; FREELAND, J. R.; OKAMURA, B. Dispersal in freshwater invertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 159–181, 2001.

BUOSI, P. R. B.; CABRAL, A. F.; UTZ, L. R. P.; VIEIRA, L. C. G.; VELHO, L. F. M. Effects of seasonality and dispersal on the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata in riparian vegetation of a large tropical river. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 62, n. 6, p. 737–749, 2015.

BUSSE, A.; ANTIQUEIRA, P. A. P.; NEUTZLING, A. S.; WOLF, A. M.; ROMERO, G. Q.; PETERMANN, J. S. Different in the dark: The effect of habitat characteristics on community composition and beta diversity in bromeliad microfauna. **PLoS ONE**, v. 13, n. 2, p. 1–20, 2018.

CPRH – AGÊNCIA ESTADUAL DO MEIO AMBIENTE. **Execução das ações necessárias à criação dos conselhos gestores e elaboração dos planos de manejo para os refúgios de vidas silvestres: Mata de Tapacurá, Mata do Engenho Tapacurá, Mata do Outeiro do Pedro, Mata do Camucim e Mata Toró – São Lourenço da Mata/PE**. Plano de manejo do refúgio da vida silvestre Mata da Camucim. Secretaria de Planejamento e Gestão – SEPLAG. Curitiba, PR. 2017.

CARRIAS, J. F.; BROUARD, O.; LEROY, C.; CÉRÉGHINO, R.; PÉLOZUELO, L.; DEJEAN, A.; CORBARA, B. An ant-plant mutualism induces shifts in the protist community structure of a tank-bromeliad. **Basic and Applied Ecology**, v. 13, n. 8, p. 698–705, 2012.

CARRIAS, J. F.; CUSSAC, M. E.; CORBARA, B. A preliminary study of freshwater protozoa in tank bromeliads. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 4, p. 611–617, 2001.

CHASE, J. M.; BURGETT, A. A.; BIRO, E. G. Habitat isolation moderates the strength of top-down control in experimental pond food webs. **Ecology**, v. 91, n. 3, p. 637–643, 2010.

CHASE, J. M.; MCGILL, B. J.; MCGLINN, D. J.; MAY, F.; BLOWES, S. A.; XIAO, X.; KNIGHT, T. M.; PURSCHKE, O.; GOTELLI, N. J. Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. **Ecology Letters**, v. 21, n. 11, p. 1737–1751, 2018.

CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2351–2363, 2011.

- COGLIATTI-CARVALHO, L.; ROCHA-PESSÔA, T. C.; NUNES-FREITAS, A. F.; ROCHA, C. F. D. Volume de água armazenado no tanque de bromélias, em restingas da costa brasileira. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 1, p. 84–95, 2010
- COHEN, G. M.; SHURIN, J. B. Scale dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. **Oikos**, v. 103, p. 603–617, 2003.
- COOK, W. M.; LANE, K. T.; FOSTER, B. L.; HOLT, R. D. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. **Ecology Letters**, v. 5, n. 5, p. 619–623, 2002.
- DE BIE, T.; DE MEESTER, L.; BRENDONCK, L.; MARTENS, K.; GODDEERIS, B.; ERCKEN, D.; HAMPEL, H.; DENYS, L.; VANHECKE, L.; VAN DER GUCHT, K.; VAN WICHELEN, J.; VYVERMAN, W.; DECLERCK, S. A. J. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 740–747, 2012.
- DE MEESTER, L.; OKAMURA, B.; SCHWENK, K.; DE MEESTER, L. The Monopolization Hypothesis and the dispersal–gene flow paradox in aquatic organisms. **Acta Oecologica**, v. 23, n. 3, p. 121–135, 2002.
- DE OMENA, P. M.; SRIVASTAVA, D. S.; ROMERO, G. Q. Does the strength of cross-ecosystem trophic cascades vary with ecosystem size? A test using a natural microcosm. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 4, p. 724–736, 2017.
- DERRAIK, J. G. B. A tool for sampling mosquito larvae from phytotelmata. **Journal of Vector Ecology**, v. 34, n. 1, p. 155–156, 2009.
- DOCILE, T. N.; FIGUEIRÓ, R.; HONÓRIO, N. A.; BAPTISTA, D. F.; PEREIRA, G.; DOS SANTOS, J. A. A.; CODEÇO, C. T. Frequency of *Aedes* sp. Linnaeus (Diptera: Culicidae) and associated entomofauna in bromeliads from a forest patch within a densely urbanized area. **Neotropical Entomology**, v. 46, n. 6, p. 613–621, 2017.
- DUARTE, M. A. **Ciclo de vida e dinâmica populacional de espécies nativas de Copepoda Cyclopoida em cultivos de laboratório**. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais p. 69. 2016.
- FARJALLA, V. F.; GONZÁLEZ, A. L.; CÉRÉGHINO, R.; DÉZERALD, O.; MARINO, N. A. C.; PICCOLI, G. C. O.; RICHARDSON, B. A.; RICHARDSON, M. J.; ROMERO, G. Q.; SRIVASTAVA, D. S. Terrestrial support of aquatic food webs depends on light inputs: A

- geographically-replicated test using tank bromeliads. **Ecology**, v. 97, n. 8, p. 2147–2156, 2016.
- FARJALLA, V. F.; SRIVASTAVA, D. S.; MARINO, N. A. C.; AZEVEDO, F. D.; DIB, V.; LOPES, P. M.; ROSADO, A. S.; BOZELLI, R. L.; ESTEVES, F. A. Ecological determinism increases with organism size. **Ecology**, v. 93, n. 7, p. 1752–1759, 2012.
- FINLAY, B. J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. **Science**, v. 296, n. 5570, p. 1061–1063, 2002.
- FOISSNER, W. Dispersal and biogeography of protists: recent advances. **Japanese Journal of Protozoology**, v. 40, n. 1, p. 1–16, 2007.
- FOISSNER, W. Life cycle, morphology, ontogenesis, and phylogeny of *Bromeliothrix metopoides* nov. gen., nov. spec., a peculiar ciliate (Protista, Colpodea) from tank bromeliads (Bromeliaceae). **Acta Protozoologica**, v. 49, n. 3, p. 159–193, 2010.
- FONTANETO, D.; RICCI, C. Rotifera: Bdelloidea. In: Yule C.M. & Yong H.S. (eds.), **Freshwater invertebrates of the Malaysian Region**. Academy of Sciences Malaysia, Kuala Lumpur, Malaysia, pp. 121-126, 2004.
- FROUZM, J.; MATENA, J.; ALI, A. Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. **European journal of entomology**, v. 100, p. 459–465, 2003.
- GODSOE, W.; JANKOWSKI, J.; HOLT, R. D.; GRAVEL, D. Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 7, p. 488–499, 2017.
- GOMES-E-SOUZA, M. B. **Guia das tecamebas da Bacia do Rio Peruaçu: Subsídio para conservação e monitoramento da Bacia do rio São Francisco**. Editora UFMG: Belo Horizonte, p.159, 2008.
- GONZÁLEZ, A. L.; ROMERO, G. Q.; SRIVASTAVA, D. S. Detrital nutrient content determines growth rate and elemental composition of bromeliad-dwelling insects. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 4, p. 737–747, 2014.
- GUZMAN, L. M.; GERMAIN, R. M.; FORBES, C.; STRAUS, S.; O’CONNOR, M. I.; GRAVEL, D.; SRIVASTAVA, D. S.; THOMPSON, P. L. Towards a multi-trophic extension of metacommunity ecology. **Ecology Letters**, v. 22, n. 1, p. 19–33, 2019.
- HIDASI-NETO, J.; BAILEY, R. I.; VASSEUR, C.; WOAS, S.; ULRICH, W.; JAMBON, O.; SANTOS, A. M. C.; CIANCIARUSO, M. V.; PRINZING, A. A forest canopy as a living archipelago: Why phylogenetic isolation may increase and age decrease diversity. **Journal of Biogeography**, v. 46, n. 1,

p. 158–169, 2019.

HUBBELL, S.P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). Princeton University Press, p. 375, 2001.

HURLBERT, A. H.; JETZ, W. More than “more individuals”: The nonequivalence of area and energy in the scaling of species richness. **American Naturalist**, v. 176, n. 2, E50-E65, 2010.

JACQUET, C.; MOUILLOT, D.; KULBICKI, M.; GRAVEL, D. Extensions of Island Biogeography Theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. **Ecology Letters**, v. 20, n. 2, p. 135–146, 2017.

JENKINS, D. G.; BRESCACIN, C. R.; DUXBURY, C. V.; ELLIOTT, J. A.; EVANS, J. A.; GRABLOW, K. R.; HILLEGASS, M.; LYON, B. N.; METZGER, G. A.; OLANDESE, M. L.; PEPE, D.; SILVERS, G. A.; SURESCH, H. N.; THOMPSON, T. N.; TREXLER, C. M.; WILLIAMS, G. E.; WILLIAMS, N. C.; WILLIAMS, S. E. Does size matter for dispersal distance? **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 4, p. 415–425, 2007.

JENKINS, D. G.; UNDERWOOD, M. O. Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. **Hydrobiologia**, v. 387/388, p. 15–21, 1998.

JOCQUÉ, M.; FIELD, R. Aquatic invertebrate communities in tank bromeliads: How well do classic ecological patterns apply? **Hydrobiologia**, v. 730, n. 1, p. 153–166, 2014.

JOST, L. Independence of alpha and beta diversities. **Ecology**, v. 91, n. 7, p. 1969–1974, 2010.

KADMON, R.; ALLOUCHE, O. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. **The American Naturalist**, v. 170, n. 3, p. 443–454, 2007.

KITCHING, R. L. 2000. **Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata**. Cambridge University Press. 447 p.

KNEITEL, J. M.; MILLER, T. E. Resource and top-predator regulation in the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. **Ecology**, v. 83, n. 3, p. 680, 2002.

KOLASA, J. & TYLER, S. **Flatworms: turbellarians and nemertea**. In: **Ecology and classification of North American freshwater invertebrates**. Academic Press, 2010. p. 143–161.

KOSTE, W. **Rotatoria, Die Rädertiere Mitteleuropas: Überordnung Monogononta: ein**

Bestimmungswerk. 2ed. Berlin, Gebruder Borntraeger, 673p. 1978.

KRATINA, P.; PETERMANN, J. S.; MARINO, N. A. C.; MACDONALD, A. A. M.; SRIVASTAVA, D. S. Environmental control of the microfaunal community structure in tropical bromeliads. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 5, p. 1627–1634, 2017.

LANTYER-SILVA, A. S. F.; SOLÉ, M.; ZINA, J. Reproductive biology of a bromeligenous frog endemic to the Atlantic Forest: *Aparasphenodon arapapa* Pimenta, Napoli and Haddad, 2009 (Anura: Hylidae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 2, p. 867–880, 2014.

LECRAW, R. M.; SRIVASTAVA, D. S. Biogeographic context dependence of trophic cascade strength in bromeliad food webs. **Ecology**, v. 100, n. 7, p. 1–16, 2019.

LECRAW, R. M.; SRIVASTAVA, D. S.; ROMERO, G. Q. Metacommunity size influences aquatic community composition in a natural mesocosm landscape. **Oikos**, v. 123, n. 8, p. 903–911, 2014.

LUBEL, M. A. A.; MURILLO, M. E. M. & ESTRADA, R. M. Manual de ciliados psamófilos marinos y salobres de México. **Cuadernos del Instituto de Biología**, v. 9, p. 174, 1990.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1967.

MARCON, E.; HÉRAULT, B. Entropart: An R package to measure and partition diversity. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 8, 2015.

MARINO, N. A. C.; GUARIENTO, R. D.; DIB, V.; AZEVEDO, F. D.; FARJALLA, V. F. Habitat size determine algae biomass in tank-bromeliads. **Hydrobiologia**, v. 678, n. 1, p. 191–199, 2011.

MATTHEWS, T. J.; RIGAL, F.; TRIANTIS, K. A.; WHITTAKER, R. J. A global model of island species–area relationships. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 116.25 (2019): 12337-12342.

MCCANN, K. S.; RASMUSSEN, J. B.; UMBANHOWAR, J. The dynamics of spatially coupled food webs. **Ecology Letters**, v. 8, n. 5, p. 513–523, 2005.

MCGLINN, D. J.; XIAO, X.; MAY, F.; GOTELLI, N. J.; ENGEL, T.; BLOWES, S. A.; KNIGHT, T. M.; PURSCHKE, O.; CHASE, J. M.; MCGILL, B. J. Measurement of

Biodiversity (MoB): A method to separate the scale-dependent effects of species abundance distribution, density, and aggregation on diversity change. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 10, n. 2, p. 258–269, 2019.

MOREIRA, R. A.; MANSANO, A. S.; ROCHA, O. Life cycle traits of *philodina roseola* Ehrenberg, 1830 (Rotifera, Bdelloidea), a model organism for bioassays. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias**, v. 88, p. 579–588, 2016.

MUEHLBAUER, J. D.; COLLINS, S. F.; DOYLE, M. W.; TOCKNER, K. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* 95(1): 44-55, 2014.

MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BAPTISTA, D. F. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro: para atividades técnicas, de ensino e treinamento em programas de avaliação da qualidade ecológica dos ecossistemas lóticos**. Technical Books Editora, 1. Ed. p. 176. 2010.

NGAI, J. T.; KIRBY, K. R.; GILBERT, B.; STARZOMSKI, B. M.; PELLETIER, A. J. D.; CONNER, J. C. R. The impact of land-use change on larval insect communities: Testing the role of habitat elements in conservation. **Écoscience**, v. 15, n. 2, p. 160–168, 2008.

ORTELLS, R.; VANOVERBEKE, J.; LOUETTE, G.; DE MEESTER, L. Colonization of *Daphnia magna* in a newly created pond: Founder effects and secondary immigrants. **Hydrobiologia**, v. 723, n. 1, p. 167–179, 2014.

PETERMANN, J. S.; FARJALLA, V. F.; JOCQUE, M.; KRATINA, P.; MACDONALD, A. A. M.; MARINO, N. A. C.; DE OMENA, P. M.; PICCOLI, G. C. O. O.; RICHARDSON, B. A.; RICHARDSON, M. J.; ROMERO, G. Q.; VIDELA, M.; SRIVASTAVA, D. S. Dominant predators mediate the impact of habitat size on trophic structure in bromeliad invertebrate communities. **Ecology**, v. 96, n. 2, p. 428–439, 2015.

POR, F. D.; HADEL, V. F. M. Two new species of *Attheyella* (Copepoda: Harpacticoida: Canthocamptidae) from bromeliads of the Serra da Juréia (São Paulo, Brazil). **Journal of Crustacean Biology**, v. 6, n. 4, p. 777–788, 1986.

RAMOS, G. J. P.; DO NASCIMENTO MOURA, C. W. Algae and cyanobacteria in phytotelmata: diversity, ecological aspects, and conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, n. 7, p. 1667–1697, 2019.

REID, J. W. **Chave de identificação para as espécies continentais sul-americanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda)**. Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo, v. 9, p. 17-143, 1985.

RICHARDSON, B. A. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 321–336, 1999.

ROCHA, C. F. D. da; COGLIATTI-CARVALHO, L.; NUNES-FREITAS, A. F.; ROCHA-PESSÔA, T. C.; DIAS, A. dos S.; ARIANI, C. V.; MORGADO, L. N. Conservando uma longa porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae. **Vidalia**, v. 2, n. 1, p. 52–68, 2004.

ROMERO, G. Q.; PICCOLI, G. C. O.; DE OMENA, P. M.; GONÇALVES-SOUZA, T. Food web structure shaped by habitat size and climate across a latitudinal gradient. **Ecology**, v. 97, n. 10, p. 2705–2715, 2016.

SERVICE, M. W. Mosquito (Diptera: Culicidae) dispersal — the long and short of it. **Journal of Medical Entomology**, v. 34, n. 6, p. 579–588, 1997.

SEGERS, H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. **Zootaxa**, v. 1564, p. 1-104, 2007.

SHULMAN, R. S.; CHASE, J. M. Increasing isolation reduces predator:prey species richness ratios in aquatic food webs. **Oikos**, v. 116, n. 9, p. 1581–1587, 2007.

SOININEN, J.; MCDONALD, R.; HILLEBRAND, H. The distance decay of similarity in ecological communities. **Ecography**, v. 30, n. 1, p. 3–12, 2007.

SOUSA, G. M.; WANDERLEY, M. G. L. *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 14, n. 1, p. 77–97, 2000.

SRIVASTAVA, D. S.; KOLASA, J.; BENGTSSON, J.; GONZALEZ, A.; LAWLER, S. P.; MILLER, T. E.; MUNGUIA, P.; ROMANUK, T.; SCHNEIDER, D. C.; TRZCINSKI, M. K. Are natural microcosms useful model systems for ecology? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 7, p. 379–384, 2004.

SRIVASTAVA, D. S.; LAWTON, J. H. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. **American Naturalist**, v. 152, n. 4, p. 510–529, 1998.

SRIVASTAVA, D. S.; TRZCINSKI, M. K.; RICHARDSON, B. A.; GILBERT, B. Why are predators more sensitive to habitat size than their prey? Insights from bromeliad insect food webs. **The American Naturalist**, v. 172, n. 6, p. 761–771, 2008.

STORCH, D.; BOHDALKOVÁ, E.; OKIE, J. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. **Ecology Letters**, v. 21, n. 6, p. 920–937, 2018.

VAN DE MEUTTER, F.; STOKS, R.; DE MEESTER, L. Size-selective dispersal of *Daphnia* resting eggs by backswimmers (*Notonecta maculata*). **Biology Letters**, v. 4, n. 5, p. 494–496, 2008.

WALKER, E.; KAUFMAN, M.; MERRITT, R. An acute trophic cascade among microorganisms in the tree hole ecosystem following removal of omnivorous mosquito larvae. **Community Ecology**, v. 11, n. 2, p. 171–178, 2010.

WHITTAKER, R. J.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M.; MATTHEWS, T. J.; BORREGAARD, M. K.; TRIANTIS, K. A. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. **Science**, v. 357, n. 6354, 2017.

WIACKOWSKI, K.; KOCERBA-SOROKA, W. Selective predation by a harpacticoid copepod on ciliates in phytotelmata: a laboratory experiment. **Hydrobiologia**, v. 790, n. 1, p. 13–22, 2017.

WOODWARD, G.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.; MONTOYA, J. M.; OLESEN, J. M.; VALIDO, A.; WARREN, P. H. Body size in ecological networks. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 7, p. 402–409, 2005.

ZOTZ, G.; THOMAS, V. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. **Annals of Botany**, v. 83, p. 183–192, 1999.

ZOTZ, G.; TRAUNSPURGER, W. What's in the tank? Nematodes and other major components of the meiofauna of bromeliad phytotelms in lowland Panama. **BMC Ecology**, v. 16, n. 9, p. 1–9, 2016.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os artigos compilados nessa dissertação trazem importantes contribuições científicas sobre os padrões de distribuição espacial de espécies aquáticas entre manchas de bromélias. Nós argumentamos que a comunidade nesses habitats pode ser estruturada a partir de distintas fontes de dispersão (vento, chuvas e animais) e que a redução do fluxo de organismos e a exclusão de alguns vetores pode causar forte decréscimo na diversidade local.

Essas distintas fontes de dispersão passiva e os organismos com dispersão ativa também contribuem para os padrões de diversidade em relação à área e isolamento de manchas de bromélias. Enquanto a riqueza de espécies com dispersão passiva (com exceção de microcrustáceos) e menor tamanho corporal apresentam dispersão limitada, sendo mais comuns em manchas maiores e menos isoladas. Organismos com dispersão ativa e microcrustáceos com dispersão mediada por forésia são mais comuns em áreas maiores e mais isoladas, uma vez que seu mecanismo de dispersão é acoplado e sua distribuição ocorre em paralelo. Esses resultados corroboram com as predições da Teoria de Biogeografia de ilhas e suas extensões, ampliando seu conceito para comunidades definidas por espécies em níveis tróficos mais basais que se estabelecem em corpos hídricos efêmeros, como os fitotelmatas de bromélias.

6. APÊNDICE 1

INVESTIGAÇÃO DOS VETORES DE DISPERSÃO PASSIVA

Métodos de coleta e análises estatística

Investigamos a similaridade entre os vetores de dispersão passiva (vento, chuva, vegetação, macroinvertebrados e anuros) e a comunidade associada as bromélias-tanque. Coletamos propágulos transportados pelo vento através de cinco meias de vento construídas com malha de plâncton de 45 µm, com diâmetro de 16 cm (VANSCHOENWINKEL et al., 2008). Coletamos os propágulos transportados por chuvas, através de cinco copos coletores (500 ml) acoplado a funis plásticos com 12 cm de diâmetro. Esses coletores atmosféricos foram fixados em pares, distando 5 m entre si, ao longo de um transecto de 20 m na área central da mancha de bromélias. Investigamos os propágulos interceptados pela vegetação, através da poda e armazenamento de folhas secas e folhas vivas de *Anthurium affine* Schott, *Dieffenbachia* sp. e *Hohenbergia ramageana* Mez.

Simultaneamente, investigamos a ação forética de macroinvertebrados capturando seis organismos (Platyhelminthes, Hemiptera, Blattodea, Coleoptera, Diplopoda e Arachnida) através do método de busca ativa (2h/homem). Os dados de forésia representam a média de abundância de espécies para cinco espécies de anuros [*Dendropsophus decipiens* (Lutz, 1925); *Scinax auratus* (Wied-Neuwied, 1821), *S. x-signatus* (Spix, 1824); *S. pachycrus* (Miranda-Ribeiro, 1937) e *Pristimantis ramagii* (Boulenger, 1888)] coletados através do método de busca ativa na mesma área (Araújo et al., dados não publicados). Dados da comunidade aquática estabelecida nas bromélias (n = 6) foram coletados através de uma mangueira (1 m) acoplada a uma seringa (PAULA-JÚNIOR et al., 2017), com abertura ampliada (1 cm) para que pudéssemos coletar macroinvertebrados aquáticos de maior tamanho corporal. Fixamos as amostras com formol a 4% e obtemos dados de volume e temperatura da água de cada bromélia.

Os propágulos foram removidos dos coletores de vento, chuva, vegetação e animais através do método de lavagem com água destilada e depositados, pós triagem, em microcosmos de incubação (recipientes com 250 ml). Estes microcosmos foram mantidos sob temperatura média de 27° C em um ciclo claro:escuro de 12:12 h, com fontes de nutrientes resultante da própria matéria orgânica presente no lavado. As eclosões foram quantificadas a cada 24 ou 48h, durante 30 dias, em câmeras de contagem (Sedgewicker-Rafter) sob microscópio óptico.

Avaliamos a similaridade entre a composição de espécies registradas entre os vetores de dispersão e a comunidade estabelecida nas bromélias através de uma análise permutacional

multivariada de variância (PERMANOVA). Utilizamos uma matriz de presença e ausência e calculamos a distância de Jaccard, através da função *adonis* do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2018). Posteriormente, a partir da matriz de distância de Jaccard, comparamos as dispersões intra-grupos utilizando o teste de dispersão baseado em distâncias para a homogeneidades multivariadas – *betadisper* (ANDERSON et al., 2006; ANDERSON, WALSH, 2013), uma vez que a heterocedasticidade em cada grupo de dados pode afetar a PERMANOVA. Visualizamos potenciais diferenças através de uma análise multidimensional não métrica (NMDS), pois esta análise corrige a incompatibilidade entre a classificação das distâncias nos dados e as distâncias na ordenação (stress), de forma a diminuir o stress (LEGENDRE, LEGENDRE, 2012).

Resultados

Nós coletamos 28 morfoespécies entre os cinco vetores de dispersão investigados. Estas foram representadas por Cyanobacteria (n = 4), Ciliophora (n = 4), Protozoa (n = 2), Nematoda (n = 1), Rotifera (n = 7), Annelida Naididae (n = 1) e Arthropoda Crustacea (n = 3), Hexapoda (n = 4) e Acari (n = 1) (Tabela S1). Os vetores atmosféricos registraram maior riqueza, chuva (n = 17) e vento (n = 12), transportando principalmente cianobactérias e protistas heterotróficos. Os vetores de forésia apresentaram menor número de morfoespécies com macroinvertebrados transportando principalmente ciliados. Enquanto os anuros transportaram preferencialmente microinvertebrados, como Rotifera, Nematoda, Copepoda e Ostracoda. A comunidade associada a bromélias registrou 30 morfoespécies, com maior riqueza de Rotifera (8 espécies) e maior abundância de *Lepadella donneri* Koste, 1972 (Rotifera), *Elpidium* sp. (Ostracoda) e larvas de Culicidae (valores médios: 0,285, 1,13 e 0,342 ind. mL⁻¹, respectivamente). A composição registrada nos vetores e a comunidade associada as bromélias apresentaram alta diferença estatística (PERMANOVA, F = 8,9415, p = 0,001; *betadisper*. F = 3,4537, p < 0,01). Nenhum vetor apresentou comunidade similar a associada às bromélias, porém registramos mais proximidade entre os vetores chuva, vegetação e macroinvertebrados (Figura A1).

Figura A1. NMDS plotada com dados de composição (presença e ausência) de organismos aquáticos que colonização bromélias *Aechmea leptantha* (BR) e transportados pelos vetores de dispersão passiva: vento (VEN), chuva, propágulos aderidos a vegetação (VEG), forésia por macroinvertebrados (For.I) e forésia por vertebrados (anuros) (ARAÚJO et al., dados não publicados). Dados coletados na mesma localização (08°02'33.1''S; 35°12'26''W), Estação Ecológica de Tapacurá - PE.

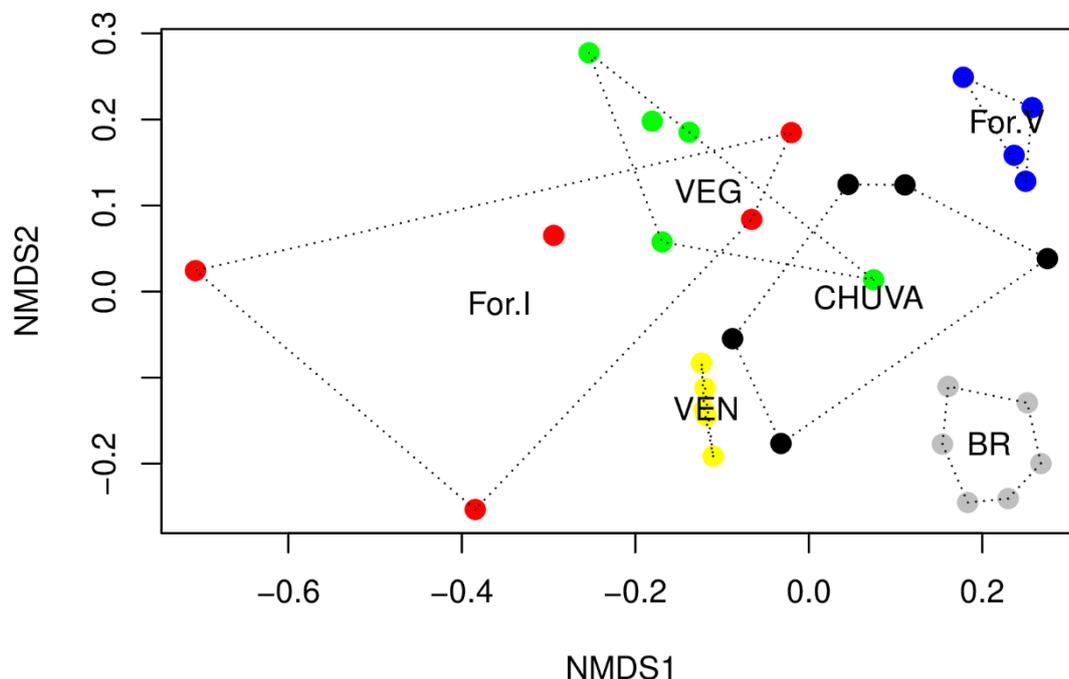


Tabela A1. Abundância relativa dos organismos aquáticos registrados em cinco fontes de dispersão distintas e em bromélias no Refúgio da Vida Silvestre Mata do Camocim. VEN: propágulos eclodidos em sedimento transportado pelo vento; CHUVA: amostras de água da chuva, VEG: propágulos eclodidos em sedimento aderido à vegetação; FI: forésia por macroinvertebrados; FV: forésia vertebrados (anuros) (Araújo, dados não publicados) e BR: bromélias. (*) Abundância tratada como ind.ml⁻¹. (+) dados de riqueza contabilizados após exclusão de nauplius de Cyclopoida e Harpacticoida e pulpa de Diptera.

		CHUV					
		VEN	A	VEG	FI	FV	BR *
Cyanobacteria	Nostocales.morf.1	1.20	---	---	---	---	---
	Nostocales.morf.2	15.90	---	---	---	---	---
	Nostocales (<i>Anabaena</i>)	2.80	---	---	---	---	---
	Stigonema	4.00	---	---	---	---	---
Chromista							
	Ciliophora						
	Armophorea	6.94	---	---	---	---	---
	Colpodea	48.00	0.40	---	50.60	---	5.67
	Oligohymenophorea morf.1	---	---	---	---	---	9.67
	Oligohymenophorea morf.2	---	0.20	3.00	1.80	---	11.50
Oligohymenophorea (Peritrichia)	55.90	1.80	---	---	---	0.17	

Protozoa							
Amoebozoa	<i>Arcella vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	---	---	---	0.80	---	---
	<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg, 1832) Stein, 1859	---	---	---	0.20	---	---
Animalia							
Platyhelminthes	Catenulida	---	---	---	---	---	0.12
Nematoda		6.72	6.00	1.00	---	0.27	0.004
Rotifera							
Bdelloidea	<i>Adineta</i> sp.	92.62	1.80	60.60	0.40	---	0.42
	<i>Embata</i> sp.	---	13.00	---	---	3.75	40.60
Monogononta	<i>Philodina</i> sp.	3.17	14.20	38.00	11.80	---	0.74
	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	---	1.60	---	---	---	---
	<i>Brachionus dolobratius</i> Harring, 1914	---	---	---	---	---	0.003
	<i>Brachionus havanaensis</i> Rousselet, 1911	---	---	---	---	---	0.005
	<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	---	0.80	---	---	---	0.043
	<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	---	---	---	---	---	0.002
	<i>Lecane copeis</i> (Harring & Myers, 1926)	---	---	2.80	---	---	0.022
	<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)	---	---	---	---	---	0.002
	<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)	---	---	---	---	---	0.002
	<i>Lepadella donneri</i> Koste, 1972	---	---	0.20	---	---	0.285
Annelida	Oligochaeta (Naididae)	---	1.80	---	---	---	0.017
Arthropoda							
Crustacea							
Copepoda							
Cyclopoida	<i>Ectocyclops</i> <i>bromelicola</i> Kiefer, 1935	---	0.20	---	---	0.02	0.86
	náupliu	---	---	---	---	---	0.10
Harpacticoida	<i>Attheyella</i> sp.	---	---	0.80	0.20	0.09	0.32
	náupliu	---	---	---	---	---	0.11
Ostracoda	<i>Elpidium</i> sp.	---	0.20	1.00	---	0.22	1.13
Hexapoda							
Entognatha							
Collembola	Entomobryomorpha	0.20	6.00	0.40	0.40	0.12	0.008
	Symphyleona	---	---	---	---	---	0.003
Insecta							
Coleoptera							
	Scirtidae	---	---	---	---	---	0.068
Diptera							

	Ceratopogonidae (Ceratopogoninae)	---	---	---	---	---	0.002
	Ceratopogonidae (Forcipomyiinae)	---	---	---	---	---	0.008
	Chironomidae	---	---	---	---	---	0.087
	Culicidae	---	0.20	---	---	---	0.342
	Empididae	---	15.00	---	---	---	---
	Tipulidae	---	---	---	---	---	0.002
	pulpa	---	---	---	---	---	0.007
							0.000
	Odonata	---	0.20	---	---	---	5
Arachnida							
Acari	Halacaridae	4.90	1.40	1.80	0.40	16.00	0.01
Riqueza total		12	17	10	9	7	30 +

Referências

ANDERSON, M.J., ELLINGSEN, K.E.; MCARDLE, B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 683-693, 2006.

ANDERSON, M. J.; WALSH, D. C. I. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? **Ecology Monographs**, v. 83, p. 557–574, 2013.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L.F.J. **Numerical ecology**. Elsevier, p. 1006, 2012.

OKSANEN J.; BLANCHET F.G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P.R.; O’HARA R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.H.H.; SZOECS, E.; WAGNER, H. **VEGAN: Community Ecology Package. R package version 2.5-2**, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. 2018.

PAULA-JÚNIOR, A. T.; ROSA, B. F. J. V.; ALVES, R. G.; DIVINO, A. C. Aquatic invertebrates associated with bromeliads in Atlantic Forest fragments. **Biota Neotropica**, v. 17, n. 1, p. 1–7, 2017.

VANSCHOENWINKEL, B.; GIELEN, S.; SEAMAN, M.; BRENDONCK, L. Any way the wind blows - Frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. **Oikos**, v. 117, n. 1, p. 125–134, 2008.

6. ANEXO 1

Manuscript format

Consult recent issues for examples of journal style. Be sure to abide by the following minimum formatting requirements for submitted manuscripts:

- The manuscript text and literature cited must be double-spaced at three lines per inch (12 lines/10 cm) in 12-point Times New Roman font. Choose the "double-spacing" option for line spacing. Leave a 1 inch (2.54-cm) margin on all sides of each page. Page size should be Letter 8½" by 11". Do not justify the right margin.
- Assemble the parts of the manuscript in this order: title page, abstract, key words, text, acknowledgments, literature cited, tables (one table per page), figure legends (on separate page preceding the first figure), figures (one figure per page; label each figure, i.e., Figure 1, Figure 2, etc.), and lastly any Appendices. Please note that if your manuscript is accepted, the appendices would only be published online.
- Supplemental files should be uploaded individually. For the convenience of reviewers and editors, the ScholarOne system will automatically merge all compatible files into a single PDF.
- Number all pages (including tables and figures), starting with the title page.
- All pages of text must have line numbers as well.

Allowable File Formats

Manuscript files in Word (.doc or .docx), WordPerfect (.wpd), Rich-text format (.rtf) or LaTeX (.TEX) format. If submitting in LaTeX, please also upload a PDF version - fonts included, no T3 fonts - of your LaTeX file.

Tables in .doc, .xls, or .csv format (or tables may be included in the manuscript file).

Figures/Images in .doc, .docx, jpeg, .tif, .eps, .ps, .pdf, .ppt, or .ai format (or figures may be included in the manuscript file).

Supporting information: Appendices in .doc, .pdf, or .html format. Video appendices in .mpeg or .mov format. Other supporting information can include, but is not limited to, original and derived data sets, source code for simulation models, and details of and software for unusual statistical analyses. Zipped files can be submitted for appendices and supplements if necessary. A metadata document that describes data or code should be included with such files and uploaded separately.

Tables and figures may be in a separate file or in one file together with the manuscript text. If figures are in a separate file, please provide a separate file with all the figure legends (or include it in the manuscript file). (Please be aware that a lower resolution figure may look fine on a computer screen, but that does not mean it will look good if a reviewer or editor prints it out.) Please upload as "Supporting Information for review and online publication only."

Peer Review Process

- The author submits a manuscript via ScholarOne.
- The Peer Review Specialist (PRS) checks that the manuscript conforms to the journal's formatting guidelines and editorial policies.
- The EiC and AEiCs evaluate the manuscript and decide whether to review; or reject without review, or reject with transfer offer to another ESA journal. If the former, the EiC assigns the paper to a Subject-matter Editor (SME). If the latter, steps 7 and 8 are performed.
- The SME reviews the article and may reject the paper without further review (or reject with transfer offer) (steps 7 and 8) or suggest potential Reviewers. Most submissions are evaluated by two external, anonymous Reviewers – sometimes more, sometimes less.
- The Reviewers review the manuscript and make comments and a recommendation (generally expected within 3 weeks).
- Once the Reviewers have submitted their reports, the SME reviews the comments and makes a decision: either (a) Accept, (b) Revise, (c) Reject with resubmission invitation, (d) Reject or (e) Reject with transfer offer to another ESA journal.
- The SME drafts a decision letter that includes the review comments as appropriate. The SME may provide additional suggestions for revision. The draft is submitted for proofreading by ESA staff.
- The decision letter is proofread, finalized, and forwarded to the corresponding author.
- If the decision is "revise", the authors revise the manuscript and resubmit via ScholarOne as soon as possible, preferably within six weeks. If the revised manuscript has not been submitted within three months of the decision, any subsequent revision must be submitted as a new manuscript and will be given a new manuscript number. Revisions will be sent back to the original SME so long as he/she is still available.
- The SME reviews the revised manuscript and either requests further reviews (repeating steps 4–8 above) or makes a decision (steps 7 and 8 above).
- The steps may be repeated as many times as necessary until a final decision is rendered. In the event the paper is accepted for publication, authors are provided a final opportunity to prepare the files related to the article for page production and publication.

Accepted Manuscripts

Assembly. Assemble the parts of the main manuscript in this order: title page, abstract, key words, text, acknowledgments, literature cited, tables, figure legends. Figures can be provided as the last pages of the main manuscript or as separate files. Appendices and Supplements should follow in a separate file or files. Number all pages of the main manuscript file consecutively.

All papers must be in English. Use American spellings (e.g., behavior, not behaviour). The CBE Style Manual, Fifth Edition, is recommended for details of style.

Organization of the Title Page

All title pages should contain the following elements:

- **Running Head.** A running head of no longer than 40 letters and spaces should be provided at the top of the title page.
- **Title.** Titles should be concise, informative, tell what the paper is about and what it found. It should contain key words necessary for digital search and retrieval methods. Avoid vague declarations (e.g., "effects of ..."); strive for information content (e.g., "fungi kill tardigrades"). The maximum length is 120 characters, including spaces. Do not include the authority for taxonomic names in the title or in the abstract. Titles may not include numerical series designations. The first letter of the first word in the title is capitalized. All other words, except for proper nouns, are lowercase.
- **List of Authors.** For each author, give the relevant address, usually the institutional affiliation of the author during the period when all or most of the research was done. Each author's present address, if different from this, and the author's email address should appear as a footnote at the bottom of the title page. Identify the Corresponding Author on the title page. Individuals listed as authors should have played a significant role in designing or carrying out the research, writing the manuscript, or providing extensive guidance on the execution of the project. Those whose role was limited to providing materials, financial support, or review should be recognized in the Acknowledgments section.

Abstract

The abstract should explain to the general reader why the research was done and why the results should be viewed as important. It should provide a brief summary of the research, including the purpose, methods, results, and major conclusions. Do not include literature citations in the Abstract. Avoid long lists of common methods or discursive explanations of what you set out to accomplish.

The primary purpose of an abstract is to allow readers to determine quickly and easily the content and results of a paper. Abstracts should not exceed 200 words for Reports and Statistical Reports, and 350 words for Articles and for Data Papers.

Key Words

Following the Abstract, list between 6–12 key words/phrases. Each key word should be useful as an entry point for a literature search.

Body of the Article

If appropriate, organize your article in sections labeled Introduction, Methods, Results, and Discussion. You may need to add a section for Conclusions. Brief articles usually do not require a label for the Introduction. If the nature of your research requires a different organization, specify the level of each section heading (1st-order head, 2nd-order head, etc.) by using unique type styles (italics, boldface) consistently for each heading in the hierarchy.

A brief **Introduction** describing the paper's significance should be intelligible to the general reader of the journal. The Introduction should state the reason for doing the research, the nature of the questions or hypotheses under consideration, and essential background. The Introduction is not a place for a lengthy review of the topic.

The **Methods** section should provide sufficient information to allow someone to repeat your work. A clear description of your experimental design, sampling procedures, and statistical procedures is especially important. Do not describe commonplace statistical tests in Methods, but allude to them briefly in Results. If you list a product (e.g., animal food, analytical device), supply the name and location of the manufacturer. Give the model number for

equipment specified. Supply complete citations, including author (or editor), title, year, publisher and version number, for computer software mentioned in your article.

Results generally should be stated concisely and without interpretation, though in complex studies modest interpretation of individual parts can provide context helpful for understanding subsequent parts. The

Discussion should explain the significance of the results. Distinguish factual results from speculation and interpretation. Avoid excessive review.

Acknowledgments

Acknowledgments, including funding information, should appear in a brief statement at the end of the body of the text. Acknowledgments of specific author contributions to the paper should appear here.

Literature Cited (and other citations)

Avoid excessive citations; cite only essential sources. Before submitting the manuscript, check each citation in the text against the Literature Cited to see that they match exactly. Delete citations if they are not actually cited in the article. The list should conform in sequencing and punctuation to that in recent issues of the journal. All journal titles should be spelled out completely. Provide the publisher's name and location when you cite conference proceedings or other books.

The Literature Cited section of a paper may refer only to permanently archived material. If a reasonably diligent scholar 20 years in the future could not be assured of finding a particular source, it would not be acceptable as literature cited. Because Internet sources typically have a short half-life, they may not be included in Literature Cited sections unless there is reasonable evidence of permanency (e.g., Dryad). As a general rule, any publication that has an ISSN or ISBN is acceptable, but should be referenced by name (the URL may be added, but is not essential).

Do not list abstracts or unpublished material in the Literature Cited. These materials may be listed in the text as personal observations (by an author of the present paper), personal communications (information from others), public communications (information in published abstracts or information publicly distributed over the Internet but not permanently archived), unpublished manuscript, or unpublished data. The author(s) is expected to verify for all "personal communications" that the authority cited agrees to the use of his or her name. For public communications, the reference should include date printed or accessed, and title of the source, and basic access information such as URL.

Tables

Tables should supplement, not duplicate, the text. They should be numbered in the order of their citation in the text. Start each table on a separate page. Provide a short descriptive title at the top of each table; rather than simply repeating the labels on columns and rows of the table, the title should reveal the point of grouping certain data in the table. Statistical and other details should be provided as footnotes rather than appearing in the title. Never repeat the same material in figures and tables; when either is equally clear, a figure is preferable. Do not include any class of information in tables that is not discussed in the text of the manuscript.

At the submission and review stages, embedded image files are acceptable for tables. Final versions of accepted manuscripts must have "true" tables in an editable format, created by using the "Insert Table" function, rather than using tabs or spaces. In Microsoft Word you should select "Insert", "Table", then specify the number of rows and columns and fill in the individual cells.

Tables cannot contain colors, shading or graphics. If such enhancements are needed, the information should be formatted as a figure.

Figures

Figures should be submitted in the following formats for accepted manuscripts:

- TIFF
- JPEG
- EPS (vector graphics)
- PDF (with fonts embedded)
- PPT/PPTX
- DOC/DOCX
- AI

Files should adhere to the following resolution requirements:

- 600 dpi for black and white or color line art (bar graphs, charts, etc.)
- 300 dpi for photographs
- 600 dpi for combination images (photographs that also contain line art, text, or thin lines)

General Appearance:

- Do not embed figures in the body of your article document. Number each figure with Arabic numerals in order of their citation in text. Label multipart figures with consecutive letters of the alphabet, using a lowercase letter (a, b, c, etc.). Place this letter in the upper left corner of the figure, outside the figure itself (not in the figure).
- Because this journal is published online only beginning in 2018, color figures incur no additional charge and are encouraged for your submission. We suggest using a colorblind-friendly palette.
- Grayscale patterns do not reproduce as well as solid colors or lines. Avoid small dotted lines, thin lines, multiple levels of gray shading, and stippling. For bar graphs, use black, white, striped, hatched, or colored designs, but only if they are sufficiently widely spaced to appear distinct from one another.
- If no important information will be lost, consider placing fewer numbers on the axes to achieve an uncluttered look. Define abbreviations in the figure legend, not on the figure itself. Symbol keys and scale bars should appear on the figures, not in the figure legends. Make figures as simple as possible; avoid gridlines and boxes.
- Maps generally should include longitude and latitude, an indication of compass direction, and a thin outer line as a border. Make lines on maps bold and distinct while eliminating information not pertinent to the subject.

Size and Proportion:

- Figure sizes should be no more than 6 inches wide and 7 inches high. When possible, submit figures in the size you wish to have them appear in the journal. Most illustrations, except some maps and very wide graphs, should be 1-column width (3 inches) at a resolution of 600 dpi.
- The font size of the x - and y -axis numbers should be slightly smaller than the axis label. A consistent font (Helvetica is preferred) should be used throughout. Use

boldface type only if required for journal style. Use sentence case (i.e., only capitalize the first word) for axis titles, labels, and legends.

- For symbols and lines, avoid very small sizes and line thicknesses (1 point width stroke or greater is preferable). All elements of a figure should appear with the same degree of intensity. If different degrees of intensity need to be conveyed, lines should differ by 1 point width for clarity.

Image quality will be drastically reduced, possibly impacting readability, if you do not supply your images in the preferred formats and resolutions.

Figure Preparation Guidelines for Peer Review Submission

- Are all figures included in your submission as separate files or in an inclusive PDF/Word document/LaTeX suite?
- Do all figures have an accompanying legend that describes the content and explains any abbreviations or symbols?
- Are all figures cited in the main text of your article in numeric order?
- Are all words or symbols appearing in your figures large enough for easy reading?
- Is each individual figure file less than 10 MB?

Figure Preparation Guidelines for Post-Acceptance

- Are all figures included in your submission as separate files or in an inclusive PDF/Word document/LaTeX suite? Single, original, unconverted files are best.
- Do all figures have an accompanying legend that describes the content and explains any abbreviations or symbols? Include your figure legends as a separate section in your main text file.
- Are all figures cited in the main text of your article? Ensure all figures are numbered in the order in which they are mentioned in the manuscript.
- Are all words or symbols appearing in your figures large enough for easy reading? Closely follow the preferred resolution guidelines for best presentation.
- Use the preferred file types for best image quality.
- Is each individual figure file less than 10 MBs? Remove excess white space surrounding figures for lower file size. Use the LZW compression option when saving TIFF files to reduce file size without affecting image quality. Save black and white images as grayscale instead of RGB or CMYK.
- Were figures created between 80 and 180 mm in width and using 300 to 600 DPI (larger for line art)? Higher quality figures are more useful to readers.
- Are all figure files named with their appropriate figure number? Tip! Use only figure numbers in the file names to ensure correct typesetting (i.e., Figure 1).

Supporting Information

Digital appendices, data, and code to be posted in conjunction with the article must be provided with your original submission or revision for peer review and editorial approval. New material cannot be added after acceptance of your article. Supporting Information will be linked to the manuscript in the online journal but is not copyedited nor typeset; this material should be prepared for publication in Wiley Online Library by the author.

At the top of each appendix, list the authors, manuscript title, and journal name. Place tables and figures within appendices. For each appendix, include a full Literature Citations section for all references found therein.

Supporting Information should be labeled with the prefix "S"; for example Appendix S1 (for the first appendix), Appendix S2 (for the second Appendix), Data S1 (for the first set of data files described by one Metadata S1 document), and so on. Within each appendix, the table, figure, and equation labels start with "S1" and numbering begins anew with each appendix. For references to the material within the text, provide the appendix label as well as the specific table or figure references (e.g. "Appendix S1: Table S3" or "Appendix S2: Figure S1").