



Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Instituto de Biologia  
Programa de Pós Graduação em Ecologia

Estrutura e dinâmica de comunidades de larvas de simuliídeos (Diptera:  
Simuliidae) dos sistemas lóticos adjacentes à área de construção do lago de  
Aproveitamento Hidrelétrico de Peixe Angical, Tocantins, Brasil.

Ronaldo Figueiró Portella Pereira

Orientador: Dr. Ricardo Ferreira Monteiro

Co-Orientadora: Dra. Marilza Maia Herzog (Fundação Oswaldo Cruz / Instituto  
Oswaldo Cruz)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Janeiro, como um dos pré-requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Rio de Janeiro

Junho / 2010

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Estrutura e dinâmica de comunidades de larvas de simuliídeos (Diptera: Simuliidae) dos sistemas lóticos adjacentes à área de construção do lago de Aproveitamento Hidrelétrico de Peixe Angical, Tocantins, Brasil.

Ronaldo Figueiró Portella Pereira

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Janeiro, como um dos pré-requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

---

Prof. Ricardo Ferreira Monteiro, Dr.

---

Prof. Neusa Hamada, Dra

---

Prof. Sixto Coscarón, Dr.

---

Prof. Jorge Luís Nessimian, Dr.

---

Prof. Ricardo Iglesias Ríos, Dr.

Rio de Janeiro, Brasil

2010

## Ficha Catalográfica

FIGUEIRÓ, R.

Estrutura e dinâmica de comunidades de larvas de simúlídeos (Diptera: Simuliidae) dos sistemas lóticos adjacentes à área de construção do lago de Aproveitamento Hidrelétrico de Peixe Angical, Tocantins, Brasil

118 p., 1,5 cm (Instituto de Biologia / UFRJ, Dr., Ecologia, 2010)

Tese – Universidade Federal do Rio de Janeiro, PPGE

1. simúlídeos; 2. distribuição espacial e temporal; 3. microdistribuição;  
4.coexistência de espécies; 5. Cerrado

## **Agradecimentos**

---

Ao Prof. Dr. Ricardo Ferreira Monteiro, do Laboratório de Ecologia de Insetos do Departamento de Ecologia / Instituto de Biologia / UFRJ, por todos os ensinamentos, pelo apoio, incentivo e, sobretudo, amizade ao longo desses anos, sem os quais esse trabalho não teria sido possível.

À Profa. Dra. Marilza Maia Herzog, do Laboratório de Simulídeos e Oncocercose do Instituto Oswaldo Cruz / Fiocruz, por todo o apoio e pelas valiosas contribuições na qualidade de co-orientadora, sem as quais este trabalho também não teria sido possível.

À Profa. Dra. Margarete Valverde, pela amizade e pelos incontáveis e preciosos conselhos.

Ao meu amigo e colega, atualmente Dr, Leonardo Henrique Gil Azevedo, pela identificação dos morfotipos das larvas e confirmação de identidade das pupas utilizadas neste estudo.

A BSc. Ana Carolina dos Santos Valente, Técnica de Pesquisas do LSO/IOC, pela confecção do mapa e pelo auxílio na identificação dos adultos e pupas, utilizados na confirmação da identificação das larvas.

Ao Bolsista CIEE/LSO/IOC, Anderson Augusto Calvet, pelo auxílio no processo do material para as medições das estruturas morfológicas das larvas.

Ao Laboratório de Simulídeos e Oncocercose do Instituto Oswaldo Cruz /Fiocruz e Enerpeixe (Energias do Brasil e FURNAS), pelos apoios científico, financeiro e logístico que permitiram o desenvolvimento do projeto de tese.

Ao CNPQ, pela bolsa de doutorado concedida, que possibilitou este trabalho.

Aos meus pais, Aguinaldo Portella Pereira e Maria Figueiró Portella Pereira, por terem sempre acreditado e me apoiado nesse caminho, sempre me incentivando a perseguir meus objetivos e jamais desistir deles.

À Juliana Soares Ribeiro Dias, por todo apoio, por seu constante incentivo, sua paciência e compreensão, e acima de tudo, por ter tido sempre seu carinho e torcida incondicional, primordiais e indispensáveis, em especial na reta final desta caminhada.

Ao Programa de Vocação Científica, por ter me apresentado o mundo científico, sem o qual eu não teria dado os primeiros passos da caminhada que me trouxe até aqui.

Ao meu primeiro orientador, no Programa de Vocação Científica, Dr. Cláudio José Struchiner, e ao meu primeiro co-orientador, Ronaldo Ismério Moreira.

À professora Julieta Valim, por ter sido uma grande incentivadora desde os meus primeiros passos no mundo acadêmico.

Aos meus professores da UFRJ, que desde a graduação até o fim do doutorado me deram, através de seus ensinamentos, as ferramentas necessárias para hoje poder concluir essa tese.

Aos meus ex-orientadores, pela contribuição que cada um deu para minha formação: Dr. Carlos Eduardo Grelle e Dr. Carlos Araújo Coutinho.

À minha co-orientanda de longa data Tatiana Nascimento Docile, pela amizade e constante apoio, e por me mostrar a cada dia que a orientação é um aprendizado para ambas as partes envolvidas.

Aos membros do Laboratório de Simulídeos e Oncocercose, pelo apoio no dia a dia ao longo destes últimos anos.

Aos grandes amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos, os quais foram presença marcante nesses anos todos, tornando esta jornada muito mais agradável.

Aos grandes amigos que pude fazer no PPGE durante o doutorado: Daniela Oliveira de Lima, Ellen Câmara, Juliana Rêgo Pereira, Luana Queiroz Pinho, Mayara Corrêa, Vanessa Reis.

A todos aqueles amigos inestimáveis que mais do que ninguém estiveram sempre comigo nessa jornada: Adriana Souza de Abreu, Alexandre Esperanço

Pimenta, Carla Ferreira Rezende, Daniela Rezende Peçanha Fernandes, Diana Kaplan, Leonardo Henrique Gil Azevedo, Leandro de Macedo Silva Reis, Luiz Fernando Jardim Bento, Mário Luís Garbin, Marcelo Lopes Rheigantz, Milena de Sousa Nascimento, Patrícia Alzueta Moreno Martinez, Simone Ramos dos Santos, Tamara Nunes de Lima Câmara, e, por último, mas decididamente não menos importante, a amiga inseparável com quem eu sempre contei em todos os momentos, minha companheira de doutorado, Viviane Grenha da Silva.

Aos amigos dos tempos de colégio que ainda hoje são parte muito importante da minha vida, e que estiveram presentes, de alguma forma, durante esse caminho: Felipe Martins Rôlla, Marina Capella Santanna, Ralph Rohr Cardoso, Roberto Lopes dos Santos Junior.

Enfim, a todos meus preciosos amigos, que de uma forma ou de outra, dentro ou fora do ambiente acadêmico, estiveram comigo de alguma maneira nesta caminhada: Anderson Augusto Calvet, André Luiz Netto Ferreira, Bruno Freitas Cortez, Bruno Rosado, Camila Pinto Meirelles, Claudia Torres Codeço, Édson Monteiro, Emiliano de Angelis Reis, Érika Abrantes, Érika Moreira, Guilherme Inocência Matos, Guilherme Moreira, Nildimar Alves Honório, Pedro Cavalin, Patrícia Acar Touma Pereira, Peônia Pereira, Rodrigo Nunes da Fonseca, Ronaldo Santos da Silva, Vivian Flinte.

***“O pensamento científico não é momentâneo; não é algo estático, é um processo.”***

**Jean Piaget (1896 - 1980)**

## Resumo

A família Simuliidae (Diptera: Nematocera), compreende 2015 espécies descritas (Adler & Crosskey 2008), a maioria de hábito hematofágico. Tratam-se de insetos holometábolos em que os três primeiros estágios (ovo, larva e pupa) estão restritos a ambientes lóticos que variam desde pequenos córregos a grandes rios caudalosos. Ao longo dos anos, a literatura científica a cerca de aspectos ecológicos da família Simuliidae (Diptera) tem se concentrado nas regiões Neártica e Paleártica com escassos estudos sendo realizados na região Neotropical, precisamente na Guatemala, Argentina, Brasil e Venezuela. No primeiro capítulo é traçado um panorama do atual estado da arte da ecologia das espécies neotropicais de Simuliidae, aonde são apontadas as lacunas e as perspectivas de estudos futuros. No segundo capítulo é abordada a distribuição temporal e espacial de simulídeos em alguns rios do Cerrado, e sua relação com o regime de chuvas. No terceiro capítulo é analisada a microdistribuição de simulídeos nos sítios de estudo, sendo identificados os fatores mais importantes para a distribuição destes organismos nesta escala. No quarto capítulo, a morfologia das duas espécies mais abundantes encontradas nos capítulos anteriores é estudada, comparando-se a morfologia com o microhabitat que estas espécies ocupam.

## **Abstract**

The Simuliidae are a Dipteran family which is part of the suborder Nematocera and comprises 2015 described species (Adler & Crosskey 2008), most of which are hematophagous. They are holometabolic insects, whose cycle is formed of four stages (egg, larvae, pupae and adult), being the first three stages restricted to lotic systems which may vary from small streams to large Rivers. Through the years, the scientific literature on ecological traits of blackflies has largely concentrated in the Nearctic and Palearctic regions, with scarce studies being developed in the Neotropical region, precisely in Guatemala, Argentina, Brazil and Venezuela. In the first chapter, it is drawn a current status of the neotropical blackfly ecology, where the gaps and the perspectives of future studies are pointed. In the second chapter the seasonal and spatial distribution of blackflies in the lotic systems of the Cerrado are approached, as well as their relationship to the rain regime. In the third chapter, the microdistribution of Simuliidae is approached, identifying the most important factors acting in this organisms at this scale. In the fourth chapter, the morphology of the two most abundant species found in the previous chapters is studied, comparing their morphology to the microhabitat they occupy.

## Sumário

---

Estrutura da tese	1
Introdução geral	
I ) A família Simuliidae no mundo	1
II) As espécies deste estudo	2
III) Objetivos gerais	7
Área de Estudo	10
Metodologia Geral	
Amostragem	15
Identificação das larvas	15
Capítulo 1: O Estado da arte da Ecologia de Simuliidae (Diptera) na região Neotropical: Panorama, lacunas e perspectivas	
1.0 Resumo e abstract	19
1.1 Introdução	20
1.2 Aspectos bionômicos e comportamentais	20
1.3 Padrões de colonização, distribuição e dinâmica populacional	27
1.4 Panorama e perspectivas	32
Capítulo 2: Distribuição espacial e sucessão temporal de simulídeos: Efeitos dos fatores abióticos em uma escala de mesohabitat	
2.0 Resumo e abstract	47
2.1 Introdução	48
2.2 Material e Métodos	49
2.3 Resultados	50

2.4 Discussão	58
2.5 Referências bibliográficas	61
Capítulo 3: Microdistribuição de simúlídeos: associações a diferentes microhabitats como forma de coexistência local	
3.0 Resumo e abstract	64
3.1 Introdução	65
3.2 Material e Métodos	67
3.3 Resultados	68
3.4 Discussão	76
3.5 Referências bibliográficas	78
Capítulo 4: Adaptações morfológicas como mecanismo de partição de nicho e coexistência local em larvas de <i>Simulium subpallidum</i> e <i>Simulium nigrimanum</i>	
4.0 Resumo e abstract	84
4.1 Introdução	85
4.2 Material e Métodos	87
4.3 Resultados	93
4.4 Discussão	97
4.5 Referências bibliográficas	98
Conclusões finais	100

## Índice de Figuras

---

Fig. 1: Mapa indicando os sítios de coleta: Córrego do Mato (ENP1), Córrego Piabanha (ENP2), Ribeirão do Lages (ENP3) e rio Tocantins (ENP5).	13
Fig. 2: Sítios de coleta: (A) Córrego Piabanha, (B) Córrego do Mato, (C) Ribeirão do Lages e (D) Rio Tocantins, localizados no estado de Tocantins (TO).	14
Fig. 3: Quadrat de madeira de 30 cm X 30 cm utilizado no presente estudo para amostragens dos simuliídeos.	17
Fig. 4: Método “Head Rod” de estimar a velocidade da água em um rio (modificado de <a href="http://www.waterwatch.org.au">http://www.waterwatch.org.au</a> ).	17
Fig. 5: Larva de <i>Simulium nigrimanum</i> apresentando histoblasto maduro	18
Fig. 6: Cápsula cefálica e filamentos respiratórios montados em lâmina	18
Fig. 7: Sucessão temporal de simuliídeos no Córrego Piabanha	53
Fig. 8: Sucessão temporal de simuliídeos no Córrego do Mato	53
Fig. 9: Sucessão temporal de simuliídeos no Ribeirão do Lages	54
Fig. 10: Sucessão temporal de simuliídeos no rio Tocantins	54

Fig 11: Abundâncias de larvas de simúlídeos amostrados em cada sítio e no seu total, por campanha. 55

Fig. 12: Análise de correspondências canônica (CCA) ordenando as espécies de simúlídeos por características de mesohabitat. 56

Fig. 13: Regressão linear para a diversidade beta de espécies de simúlídeos em relação aos dias de chuva (5mm ou mais) no mês da coleta ( $F=12,81$ ,  $P=0,037$ ,  $r^2=0,8102$ ). Linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança de 95%. 57

Fig. 14: Modelo de sucessão de espécies de simúlídeos proposto a partir da relação observada no presente estudo entre a diversidade beta e a quantidade de dias com chuva. 61

Fig. 15: Modelos nulos para (A) Co-ocorrência [Índice observado = 110,71, Média dos índices simulados = 92,87, Variância dos índices simulados = 9,55,  $p(\text{observado} \leq \text{esperado}) = 1.00$ ,  $p(\text{observado} \geq \text{esperado}) = 0.00$ ], e (B) Sobreposição de nicho [Média observada = 0.197, Média dos índices simulados = 0.345, Variância dos índices simulados = 0.001,  $p(\text{observado} \leq \text{esperado}) = 0.000$ ,  $p(\text{observado} \geq \text{esperado}) = 1.000$ ]. As setas indicam os valores observados em relação aos valores dos índices simulados. 69

Fig. 16: Regressões lineares para (A) Diversidade ( $F=10.74$ ,  $P=0.0096$ ,  $R^2=0.5440$ ,  $DF=9$ ,  $F=10.74$ ) e (B) Riqueza de espécies ( $F=7.185$ ,  $P=0.0252$ ,

<p><math>R^2=0.4439</math>, <math>DF=9</math>, <math>F=7.185</math>), em relação às amplitudes de variação da correnteza. Linhas pontilhadas indicam intervalo de 95% de confiança.</p>	71
<p>Fig. 17: Valores para (A) Riqueza de espécies e (B) Diversidade das assembléias de simúlideos no gradiente de velocidade da correnteza</p>	72
<p>Fig. 18: Análise de correspondências canônica (CCA) para a distribuição de espécies de simúlideos em relação a características do microhabitat.</p>	73
<p>Fig. 19: Análise de correspondências destendenciada demonstrando padrões gerais de associação de espécies de simúlideos às classes de velocidade de correnteza. Análise de correspondências destendenciada (Correnteza)</p>	74
<p>Fig. 20: Análises de correspondências mostrando associações a velocidade de correnteza das espécies nos diferentes sítios: (A) Piabanha, (B) Córrego do Mato, (C) Ribeirão do Lages e (D) Tocantins</p>	75
<p>Fig. 21: Software Image Tool V.3.0, utilizado para a realização das medidas das estruturas morfológicas das larvas.</p>	89
<p>Fig. 22: Larvas de <i>Simulium subpallidum</i> (A) e <i>Simulium nigrimanum</i> (B), aumentos de 25X e 16X, respectivamente.</p>	90

Fig. 23: Pente cefálico de <i>Simulium nigrimanum</i> montado em lâmina (Aumento de 35X)	91
Fig. 24: Disco anal de <i>Simulium subpallidum</i> , indicação de como era tomada a medida do diâmetro.	92
Fig. 25: Pró-pata de <i>Simulium subpallidum</i> , com seta indicando aonde era medido o diâmetro.	93
Fig. 26: Variação do tamanho do corpo entre as diferentes populações	96
Fig. 27: Variações do diâmetro do disco anal entre as populações	96
Fig. 28: Comparação entre os diâmetros das pró-patas das diferentes populações	97
Fig. 28: Variações entre os tamanhos de pentes cefálicos entre as populações	97

## Índice de Tabelas

---

Tabela 1: Valores totais de simulídeos coletados	52
Tabela 2: Associações de velocidade dos simulídeos	75
Tabela 3: Correlações entre os caracteres morfológicos	95

A tese contém uma introdução geral que tem como objetivo apresentar o objeto de estudo, os objetivos gerais e premissas deste estudo. A seguir, temos os itens Área de Estudo e Metodologia Geral, que são comuns aos capítulos 2, 3 e 4. O primeiro capítulo aborda o estado da arte da ecologia de simuliídeos na região neotropical, traçando um panorama e apontando suas lacunas e perspectivas. O segundo capítulo descreve as comunidades de simuliídeos e sua distribuição espacial e temporal na área de estudos, relacionando-as com os fatores abióticos. No terceiro capítulo é abordada a distribuição de simuliídeos em uma escala de microhabitat, e no quarto capítulo são analisadas e discutidas a relação entre algumas características morfológicas de cada uma das duas espécies mais abundantes na área de estudos, assim como adaptações a eventuais diferenças existentes nos microhabitats dessas espécies. as diferenças morfológicas entre as duas espécies mais comuns como adaptações morfológicas ao habitat. Ao final são apresentadas conclusões finais com base em todos os capítulos da tese.

Introdução geral

---

## **I ) A família Simuliidae no mundo**

A família Simuliidae está compreendida na subordem Diptera: Nematocera, contendo cerca de 2013 espécies descritas (Adler & Crosskey 2010), a maioria de hábito hematofágico. Tratam-se de insetos holometábolos, cujo ciclo é caracterizado por quatro estágios (ovo, larva, pupa e adulto), sendo

que os três primeiros estão restritos a ambientes lóticos que variam desde pequenos córregos a grandes rios caudalosos.

Os insetos desta família ocorrem em todos os continentes, exceto na Antártica, e são encontrados também na maioria dos grandes arquipélagos, excetuando-se o Havai, as ilhas Falkland e ilhas isoladas desérticas (Currie & Adler 2008).

São organismos chave tanto em ambientes aquáticos quanto terrestres, especialmente no bioma boreal da região holártica (Malmqvist *et al.* 2004). As larvas são fonte de alimento para diversos predadores invertebrados e vertebrados, e seu hábito alimentar filtrador tem grande importância nestes ecossistemas, fazendo com que esses organismos funcionem como um elo trófico. Os adultos, por sua vez, também são fonte de alimento para diversos predadores, como pássaros e odonata (Currie & Adler 2008).

Trata-se de uma família de importância médica, por compreender espécies vetoras da Oncocercose (Rey, 1991) e da Mansonelose (Cerqueira 1959, Shelley *et al.* 1980, Moraes *et al.* 1985), além de ser relacionada na literatura com o desenvolvimento da doença auto-imune Pênfigo Foliáceo (Eaton *et al.* 1998).

## **II) As espécies encontradas nesse estudo**

*Simulium cuasiexiguum* Shelley, Luna-Dias, Maia-Herzog, Lowry, Garritano, Penn & Camargo, 2001

A espécie possui distribuição restrita ao Brasil, ocorrendo no planalto brasileiro em duas regiões: 1) Norte - Tocantins (TO) e 2) Centro-Oeste - Mato Grosso (MT) e Goiás (GO), ocorrendo normalmente em baixos números de exemplares em vegetação submersa nos rios, nas pradarias e florestas de galeria do Cerrado. Esta espécie aparentemente tem hábito alimentar zoofílico (Shelley *et al.* 2001).

*S. guianense* Wise, 1911

Esta espécie, que tem ampla distribuição, sendo registrada nas Guianas, no Suriname, Venezuela e no Brasil nas regiões: 1) Norte – Amapá (AP), Amazonas (AM), Pará (PA), Roraima (RR) e Tocantins (TO), 2) Sul – Paraná (PR) e Santa Catarina (SC), 3) Sudeste – Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, 4) Centro-oeste - Goiás e Mato Grosso e 5) Nordeste - Maranhão (Adler & Crosskey, 2010). É considerada vetora da Oncocercose, sendo observada acentuada antropofilia em algumas localidades, enquanto que em outras, esta apresenta hábito puramente zoofílico. Isto deve-se, provavelmente, ao fato de tratar-se de um complexo de espécies (Charalambous *et al.* 1995). Na parte da Venezuela do foco da oncocercose, esta espécie é antropofílica nas áreas de altitude e zoofílica nas áreas ao nível do mar (Shelley *et al.* 2001).

*S. incrustatum* Lutz, 1910

A espécie apresenta ampla distribuição na América do Sul, sendo encontrada na Venezuela, no Brasil, no Equador, na Argentina e no Paraguai.

No Brasil foi assinalada em vários estados de quatro regiões: 1) Norte - Roraima (RR) e Tocantins (TO); 2) Centro-Oeste - Mato Grosso do Sul (MS), Goiás (GO) e Brasília (DF); 3) Nordeste - Bahia (BA), Ceará (CE), Paraíba (PB), Pernambuco (PE) e Rio Grande do Norte (RN); 3) Sudeste - Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP) e 4) Sul - Paraná (PR), Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS) (Adler & Crosskey, 2010). Suas larvas se criam em pequenos córregos com água limpa, geralmente em vegetação aquática submersa (Coscarón & Coscarón-Arias 2007).

*S. minusculum* Lutz, 1910

Esta espécie é encontrada no Brasil do sul do Rio Amazonas até partes da Argentina. As fêmeas são altamente antropofílicas, e as larvas destas espécies se criam em rios de tamanhos variados, embora somente seja encontrada em grandes números em vegetação, principalmente *Podostomaceae* (Shelley et al. 2001)

*Simulium nigrimanum* Macquart, 1838

Esta é segunda espécie descrita para o Brasil, sua distribuição é ampla na América do Sul, ocorrendo na Venezuela, na Colômbia e também no Paraguai. No Brasil foi assinalada em vários estados de três regiões geográficas – 1) Norte: Tocantins (TO) e Pará (PA); 2) Centro-Oeste: Mato Grosso (MT), Mato Grosso do Sul (MS), Goiás (GO) e Brasília (DF) e 3) Sudeste: Espírito Santo (ES), Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP) (Adler & Crosskey, 2010). A espécie apresenta antropofilia e está

relacionada ao desenvolvimento da doença auto-imune Pênfigo Foliáceo. Estudos demonstram que as picadas de simúlideos são 4,7 vezes mais freqüentes em indivíduos com esta doença do que em indivíduos do controle (Lombardi *et al.* 1992).

#### *Simulium perflavum* Roubaud, 1906

Espécie com ampla distribuição sendo encontrada na Venezuela, no Brasil, no Paraguai e na Argentina. No Brasil foi assinalada em vários estados de quatro regiões: 1) Norte - Tocantins (TO), Roraima (RR), Amazonas (AM), Acre (AC), Rondônia (RO), Amapá (AP) e Pará (PA); 2) Centro-Oeste - Mato Grosso (MT) e Goiás (GO); 3) Nordeste - Bahia (BA), Ceará (CE) e Pernambuco (PE); 3) Sudeste - Espírito Santo (ES), Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP) e 4) Sul - Paraná (PR), Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS) (Coscarón & Coscarón-Arias 2007, Maia-Herzog *et al.* 2010). Esta espécie está fortemente associada a habitats perturbados, em geral com represamentos artificiais (Hamada & Adler 2001), sendo, provavelmente, uma colonizadora recente da região da Amazônia Central (Hamada & Adler 1999). Geralmente é encontrada em rios pequenos de pouca velocidade, muitas vezes em áreas abertas com muita insolação. (Coscarón & Coscarón-Arias 2007).

#### *Simulium pertinax* Kollar, 1832

Esta foi a primeira espécie da família Simuliidae descrita para o Brasil

(Gil-Azevedo & Maia-Herzog 2004). Ocorre na Argentina, no Paraguai e no Brasil. Sua distribuição no Brasil é ampla, foi assinalada em vários estados de quatro regiões fitogeográficas – 1) Centro-Oeste: Mato Grosso (MT), Mato Grosso do Sul (MS) e Goiás (GO); 2) Nordeste: Bahia (BA) e Paraíba (PB); 3) Sudeste: Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP) e 4) Sul: Paraná (PR), Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS). É considerada a principal espécie pelo incômodo que provoca nas região sudeste e Sul, pela sua abundância e por seu comportamento fortemente antropofílico.

*S. quadrifidum* Lutz, 1910

Possui ampla distribuição na América do Sul onde foi encontrada na Venezuela, Colômbia, Equador, Bolívia, Brasil, Guiana Francesa; Guiana e Suriname. No Brasil foi assinalada em vários estados da região Norte: Amazonas (AM), Amapá (AP), Roraima (RR) Tocantins (TO), Rondônia (RO) e Pará (PA). (Adler & Crosskey 2010, Maia-Herzog et al. 2010). Esta espécie está associada a ambientes moderadamente perturbados (Hamada & Adler 2001), sendo encontrada mais frequentemente em áreas abertas com pouca cobertura vegetal (Hamada et al. 2002), embora também se crie em córregos pequenos, sombreados e de águas limpas (Coscarón & Coscarón-Arias 2007). As fêmeas desta espécie apresentam hábito zoofílico (Shelley et al. 1997).

*Simulium subnigrum* Lutz, 1910

Possui ampla distribuição na América do Sul onde foi encontrada na, Venezuela, Colômbia, Brasil, Trinidad, Paraguai e Argentina. No Brasil foi

assinalada em vários estados de todas regiões: 1) Norte - Tocantins (TO), Roraima (RR) e Rondônia (RO); 2) Centro-Oeste - Mato Grosso (MT), Mato Grosso do Sul (MS) e Goiás (GO), Brasília (DF); 3) Nordeste - Ceará (CE) e Bahia (BA); 4) Sudeste - Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP) e 5) Sul - Paraná (PR), Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS) (Adler & Crosskey, 2010; Maia-Herzog *et al.* 2010). A espécie apresenta zoofilia (Lutz, 1910).

#### *Simulium subpallidum* Lutz, 1910

Esta espécie possui uma ampla distribuição na América do Sul, ocorrendo no Brasil, Argentina, Paraguai, Venezuela, Guiana e Uruguai (Adler & Crosskey, 2010). É encontrada em vários tipos de rios, e no Brasil foi assinalada em vários estados de suas cinco regiões: 1) Norte - Tocantins (TO), Roraima (RR) e Pará (PA); 2) Centro-Oeste - Brasília (DF), Mato Grosso do Sul (MS) e Goiás (GO); 3) Nordeste - Alagoas (AL), Bahia (BA), Ceará (CE) e Pernambuco (PE); 4) Sudeste - Espírito Santo (ES), Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP) e 5) Sul - Paraná (PR), Rio Grande do Sul (RS) e Santa Catarina (SC) (Adler & Crosskey, 2010). É uma espécie considerada zoofílica (Shelley *et al.* 2001).

### **III ) Objetivos gerais**

Os objetivos gerais desta tese são identificar os fatores bióticos e abióticos que influenciam a distribuição espacial e temporal das comunidades

de simulídeos, e entender a variação de suas composições e estruturas em uma escala regional e local.

### **Referências bibliográficas**

- Adler, P.H. & Crosskey, R.W. 2010. world blackflies (DIPTERA: SIMULIIDAE): a comprehensive revision of the taxonomic and geographical inventory
- Cerqueira, N.L. 1959. Sobre a transmissão da *Mansonella ozzardi* 1ª e 2ª notas (Trabalho do Inpa). *Jornal Brasileiro de Medicina*, 1(7): 885-914.
- Charalambous, M., Shelley, A. J., Maia-Herzog, M & Luna-Dias, A. P. A. 1995. Four new cytotypes of the onchocerciasis vector blackfly *Simulium guianense* in Brazil. *Medical and Veterinary Entomology* 10(2): 11-120
- Coscarón, S & Coscarón-Arias, C.L. 2007. Aquatic Biodiversity in Latin America Vol. 3: Neotropical Simuliidae (Diptera: Insecta)
- Currie, D. & Adler, P.H. 2008. Global diversity of black flies (Diptera: Simuliidae) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:469–475
- Eaton, D.P., L.A. Diaz, G. Hans-Filho, V. Dos Santos, V. Aoki, H. Friedman, E.A. Rivitti, S.A.P. Sampaio, M.S. Gottlieb, G.J. Giudice, A. Lopez, E.W. Cupp, 1998. Comparison of Black Fly Species (Diptera: Simuliidae) on an Amerindian Reservation with a High Prevalence of Fogo Selvagem to Neighboring Disease-Free Sites in the State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Medical Entomology* 35(2):120-131

- Gil-azevedo, L. H. & Maia-Herzog, M. 2004. Registros novos de ocorrência seis espécies de Simuliidae (Diptera) no Estado do Rio de Janeiro. *Biota Neotropica*, 4(2):1-3.
- Hamada, N. & Adler, P.H. 1999. Cytotaxonomy of four species in the *Simulium perflavum* species group (Diptera: Simuliidae) from Brazilian Amazonia. *Systematic Entomology*, 24, 273-288.
- Hamada, N. & Adler, P.H. 2001. Bionomia e chave para imaturos e adultos de *simulium* na Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazonica*, 31(1):109-132
- Hamada, N, McCreddie, J.W. & Adler, P.H. 2002. Species richness and spatial distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in streams of Central Amazonia, Brazil. *Freshwater Biology*, 47:31-40
- Lombardi, C., Borges, P.C., Chaul, A., Sampaio, S.A., Rivitti, E.A., Friedman H., et al. Environmental risk factors in endemic pemphigus foliaceus (fogo selvagem). *Journal of Investigative Dermatology*, 98: 847-50.
- Maia-Herzog, M. Amaral, A. M. R. Valente, A. C. S. Santos-Pinto, R. & Marchon-Silva, V. 2010. Diversidade de Simuliidae no Estado de Tocantins - Registro da Ocorrência de Três espécies de Simulium Latreille (Diptera: Simuliidae) para a Amazônia Legal Brasileira, Brasil. *Zoologia*, *submetido*.
- Malmqvist, B., P. H. Adler, K. Kuusela, R. W. Merritt & R. S. Wotton, 2004. Black flies in the boreal biome, key organisms in both terrestrial and aquatic environments: a review. *Ecoscience* 11(2): 187–200.
- Moraes, M.A.P.; Shelley, A.J.; Luna Dias, A.P.A. 1985. *Mansonella ozzardi* no Território Federal de Roraima. Distribuição e achado de um novo vetor na área do rio Surumu. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 80(4): 395-400.
- Rey, L., 1991. *Parasitologia*, Ed. Guanabara-Koogan, 2a ed.

Shelley, A.J.; Luna Dias, A.P.A.; Moraes, M.A.P. 1980. *Simulium* species of the *amazonicum* group as vectors de *Mansonella ozzardi* in the Brazilian Amazon. *Trans Royal Society of Tropical Medicine Hygiene*, 74: 784-788.

Área de estudo

---

O Cerrado é um bioma tipo savana caracterizado por solos distróficos, com baixo pH, baixa disponibilidade de cálcio e magnésio, e alto conteúdo de alumínio (Lopes & Cox 1977, Furley and Ratter 1988).

A vegetação típica é um ecossistema de vegetação herbácea e arbustiva, caracterizado por algumas árvores suficientemente pequenas ou espaçadas entre si de forma que o dossel não fecha. Desta forma, a luz consegue atingir o solo e o estrato herbáceo, que consiste basicamente de gramíneas C4 (Werner *et al.*, 1991), e uma vegetação ripária denominada florestas de galeria, que acompanham os cursos d'água (Ratter *et al.*, 1997). Essas matas de galeria são de especial importância para os sistemas lóticos, pois atuam como uma barreira física, regulando os processos entre os sistemas terrestre e aquático (Kageyama 1986, Lima 1989).

Muitos estudos descritivos de diferentes regiões do cerrado no Brasil foram publicadas ao longo dos anos, no entanto, a maior parte desta literatura é concentrada principalmente nos aspectos botânicos deste bioma (Oliveira & Marquis, 2002).

As larvas de simulídeos foram coletadas de quatro sítios: Córrego do Mato, Piabanha e Ribeirão do Lages e um trecho do próprio rio Tocantins,

durante seis campanhas bimestrais, de outubro de 2004 a agosto de 2005 (Fig.1).

### **Sítios de coleta (Fig. 2)**

**Córrego do Mato (S 12° 39'33,0", W 048° 18' 27,3")** é um tributário de baixa ordem do rio Tocantins. Este córrego se caracteriza pela densa cobertura vegetal, e pelo leito predominantemente rochoso. Este sítio apresenta um pequeno reservatório de origem antrópica.

**Piabanha (S 12° 45' 07,8", W 48° 17' 16,6")** é um tributário de baixa ordem do rio Tocantins, caracterizado por um leito rochoso, vegetação ripária bem próxima do rio com alguns galhos submersos, mas pouca cobertura vegetal.

**Ribeirão das Lages (S 12° 35' 7,7" , W 48° 2' 29,2")** é um tributário de baixa ordem do rio Paranã, caracterizado pela ausência de cobertura vegetal, e leito arenoso.

**Tocantins (12° 13' 05,5" S , 48° 25' 56,7" W)** é um rio bem largo e profundo, com vegetação ripária bem pronunciada parcialmente submersa na água. Devido a sua largura, este sítio apresenta pouca cobertura vegetal.

### **Referências bibliográficas**

Furley, P.A., Ratter, J.A., 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15, 97-108.

- Kageyama, P. Y., 1986. Estudo para implantação de matas de galeria na bacia hidrográfica do Passa Cinco visando a utilização para abastecimento público. Piracicaba: Universidade de São Paulo, 236 p. Research report.
- Lima W. de P. ,1989. Função hidrológica da mata ciliar In: *Simpósio sobre Mata Ciliar, Anais*. Fundação Cargil. p.25-42.
- Lopes, A.S., Cox, F.R., 1977. A survey of the fertility status of surface soils under `cerrado' vegetation in Brazil. *Soil Science Society of America Journal*, 41, 741-747.
- Oliveira P.S., Marquis, R.J. (eds.), 2002. *The Cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S.,1997. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany*, 80: 223-230.
- Werner, P.A., Walker, B. H., Stott, P.A., 1991. "Introduction". in Patricia A. Werner. *Savanna Ecology and Management: Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons*. Oxford: Blackwell Publishing

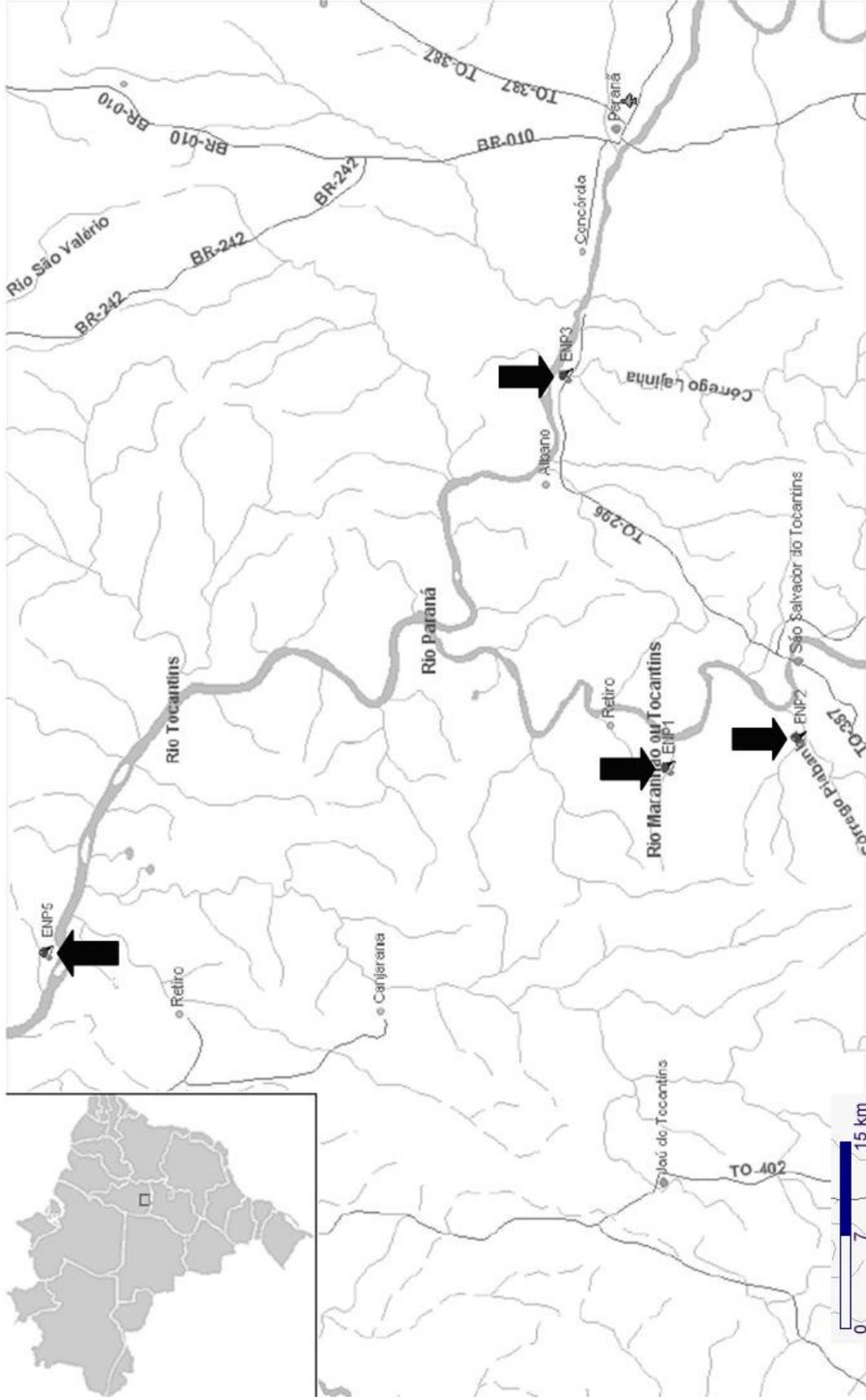


Figura 1: Mapa indicando os sítios de coleta: Córrego do Mato (ENP1), Córrego Piabanha (ENP2), Ribeirão do Lages (ENP3) e rio Tocantins (ENP5), no estado de Tocantins(TO), Brasil.



Figura 2: Sítios de coleta: (A) Córrego Piabanha, (B) Córrego do Mato, (C) Ribeirão do Lages e (D) Rio Tocantins, localizados no estado de Tocantins (TO), Brasil.

### **Amostragem**

Em cada sítio de coleta, quinze quadrats aleatórios de 30 X 30 cm distribuídos entre a margem e o meio do rio (Fig.3) foram amostrados em cada campanha, em trechos de aproximadamente 15 metros em cada sítio, tendo a velocidade média, o tipo de substrato dominante (Rochas, folhiço de correnteza ou vegetação ripária) e a profundidade determinadas para cada quadrat. Nos tributários, a velocidade foi calculada pelo método “head Rod” (Wilm and Storey, 1944) (Fig.4), enquanto que no rio Tocantins, onde este método não era aplicável, foi utilizado um micromolinetete.

### **Identificação das larvas**

A cada campanha as larvas obtidas eram primeiramente triadas no Laboratório de Campo improvisado pelo LSO/IOC, por sítio e por quadrat/criadouro e acondicionadas em frascos para centrífuga “tipo falcon”, onde eram fixadas em ETOH 70%. Os frascos eram individualizados por coleta, rotulados com os dados pertinentes, como nome do sítio; número do quadrat e data. Todo o material obtido era enviado ao LSO/IOC no Rio de Janeiro para posterior morfotipagem.

Os exemplares larvares de último ínstar, isto é, com os histoblastos dos filamentos respiratórios maduros, foram separadas em grupos de morfotipos, considerando-se as características morfológicas da cabeça e forma geral do corpo (Fig. 5). Após a morfotipagem eram selecionados três exemplares de

cada grupo de morfotipos para dissecação e montagem entre lâmina e lamínula de acordo com o método descrito em Calvão & Maia-Herzog (2003), para os procedimentos de observação microscópica e identificação das espécies. A partir dos padrões de manchas cefálicas e dos filamentos respiratórios (Fig. 6), essas larvas foram identificadas por especialista do LSO e confirmadas, comparando-as diretamente com o material de outros estágios (adultos e pupas) já previamente identificados para o projeto “Enerpeixe do LSO/IOC/FIOCRUZ”.

#### Referências bibliográficas

Calvão-Brito, R.H.S. & M. Maia-Herzog. 2003. Modificação na técnica para montagem de simulídeos (Insecta, Diptera) em lâmina / lamínula. Rev. Bras. Zool. 20: 773-774.



Figura 3: Quadrat de madeira de 30 cm X 30 cm utilizado no presente estudo para amostragens dos simuliídeos.

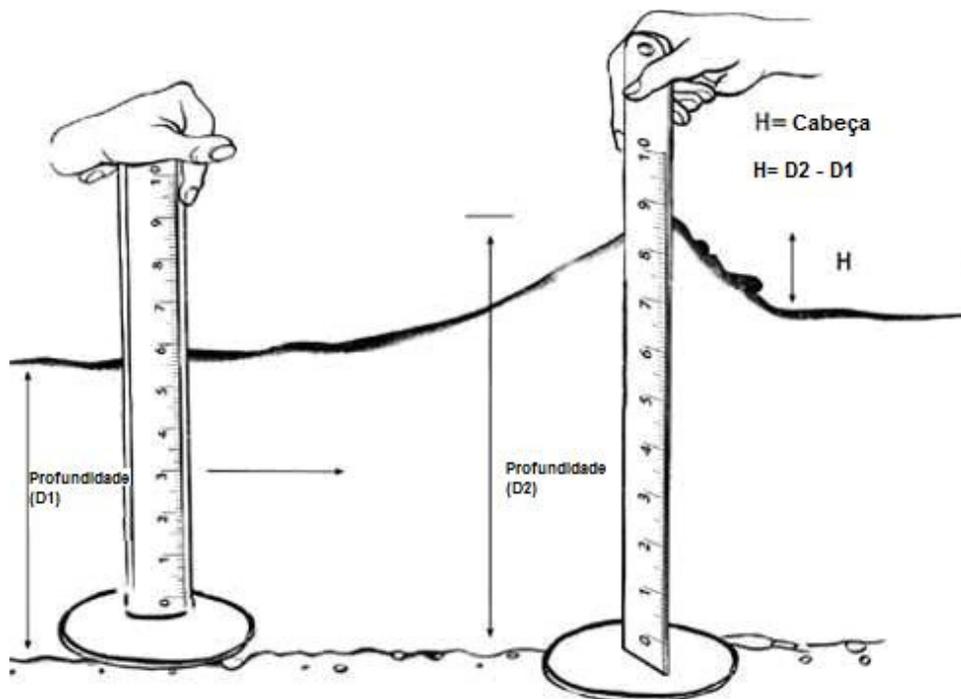


Figura 4: Método "Head Rod" de estimar a velocidade da água em um rio (modificado de <http://www.waterwatch.org.au>).



Figura 5: Larva de *Simulium nigrimanum* apresentando histoblasto maduro.

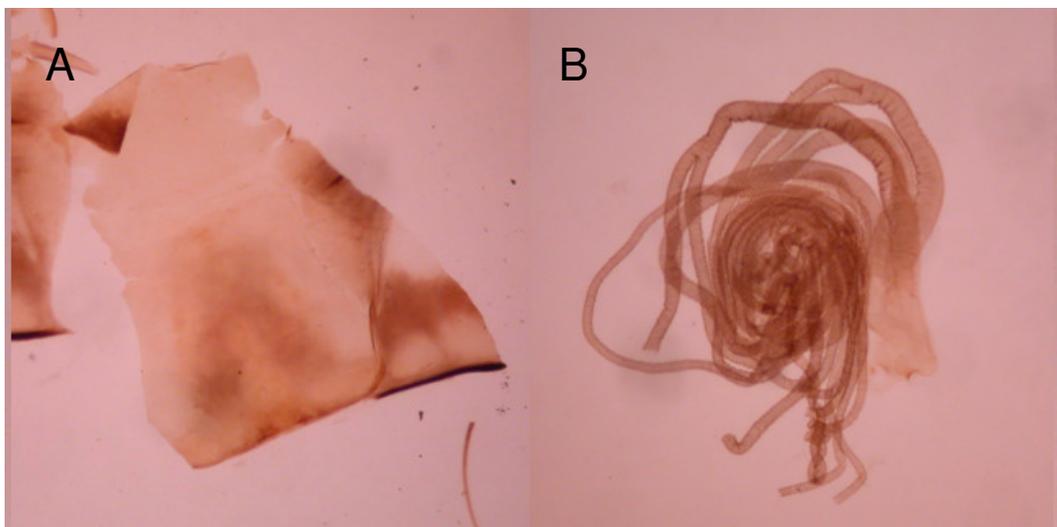


Figura 6: Detalhe das peças principais de *Simulium (inaequalium)* sp em lâmina/lamínula, utilizadas na separação dos morfotipos: a) Cápsula cefálica dissecada para observação em detalhe do padrão de machas e b) histoblasto dos filamentos respiratórios aberto por dissecção.

O Estado da arte da Ecologia de Simuliidae (Diptera) na região Neotropical:

Panorama, lacunas e perspectivas

---

**Resumo.** Ao longo dos anos, a literatura científica a cerca de aspectos ecológicos da família Simuliidae (Diptera) tem se concentrado nas regiões Neártica (E.g.: Adler & Kim, 1984; Shipp & Procunier, 1986; Corkum & Currie, 1987; Pistrang & Burger, 1988; Ciborowski & Adler, 1990; McCreddie & Colbo, 1991, 1992, Eymann 1993) e Paleártica (E.G.: Halgos *et al.* 2001, Kuvangkadilok *et al.* 1999, Malmqvist *et al.* 1999; 2006) com escassos estudos sendo realizados na região Neotropical, precisamente na Guatemala (Okazawa & Takahashi, 1981), Argentina (Coscarón *et al.* 1996) Brasil (E.G.: Hamada, 1993, 2002; Araújo-Coutinho 1999, Strieder *et al.* 2002, Figueiró *et al.* 2006; 2008) e Venezuela (Grillet & Barrera, 1997). Neste artigo, buscamos traçar um panorama do estado da arte do conhecimento da ecologia da família Simuliidae na região Neotropical e apontar suas lacunas. Para tanto, comparamos a literatura pertinente à região Neotropical com a vasta literatura abordando aspectos ecológicos dos simulídeos das regiões Neártica e Paleártica.

**Abstract.** Throughout the years, the scientific literature about ecological aspects of the dipteran family Simuliidae has concentrated on the Nearctic (E.g.: Adler and Kim, 1984; Shipp and Procunier, 1986; Corkum and Currie, 1987; Pistrang and Burger, 1988; Ciborowski and Adler, 1990; McCreddie and Colbo, 1991, 1992, Eymann 1993) and Palearctic (E.G.: Halgos *et al.* 2001, Kuvangkadilok *et al.* 1999, Malmqvist *et al.* 1999; 2006) regions, with scarce studies being carried out in the Neotropical region, precisely in Guatemala (Okazawa and Takahashi, 1981), Argentina (Coscarón *et al.* 1996) Brazil (E.G.: Hamada, 1993, 2002; Araújo-Coutinho 1999, Strieder *et al.* 2002, Figueiró *et al.* 2006; 2008) and Venezuela (Grillet and Barrera, 1997). In this chapter, we attempt to draw a critical view of the state of the art of the current knowledge of the ecology of Simuliidae in the Neotropical region, and to show its gaps. For such aim, we compare the existent literature about the Neotropical black flies with the vast literature regarding ecological aspects of the Nearctic and Palearctic simuliids.

## **Introdução**

Ao longo dos anos, a literatura científica a cerca de aspectos ecológicos da família Simuliidae (Diptera) tem se concentrado nas regiões Neártica (E.g.: Adler & Kim, 1984; Shipp & Procunier, 1986; Corkum & Currie, 1987; Pistrang & Burger, 1988; Ciborowski & Adler, 1990; McCreadie & Colbo, 1991, 1992, Eymann 1993) e Paleártica (E.G.: Halgos *et al.* 2001, Malmqvist *et al.* 1999; 2006) com escassos estudos sendo realizados na região Neotropical, precisamente na Guatemala (Dalmat 1950, Okazawa & Takahashi 1981), Argentina (Coscarón *et al.* 1996) Brasil (E.G.: Hamada, 1993, 2002; Araújo-Coutinho 1999, Strieder *et al.* 2002, Figueiró *et al.* 2006; 2008) e Venezuela (Grillet & Barrera, 1997).

Neste texto, buscamos traçar um panorama do estado da arte do conhecimento da ecologia da família Simuliidae na região Neotropical e apontar suas lacunas. Para tanto, comparamos a literatura pertinente à região Neotropical com a vasta literatura abordando aspectos ecológicos dos componentes desta família nas regiões Neártica e Paleártica.

## **Aspectos bionômicos e comportamentais**

A primeira descrição geral de larvas de simulídeos data de mais de 150 anos atrás, nas publicações de Verdat (1822) e Planchon (1844), que apesar de apresentarem descrições ainda superficiais do aparelho bucal das larvas, já constatavam sua adaptação à filtração, embora a primeira descrição mais detalhada da morfologia larvar de Simuliidae só tenha vindo a ser publicada por Puri em 1925 (Colbo & Wotton, 1981).

As larvas de Simuliidae constituem um dos principais componentes da fauna de macroinvertebrados em ambientes lóticos (Adler & McCreadie, 1997), normalmente apresentam comportamento filtrador não seletivo (Cummins, 1973), alimentando-se de partículas sestônicas que variam em diâmetro entre 10 e 100  $\mu\text{m}$  (Chance, 1970), apesar de poderem apresentar também comportamento raspador. Algumas espécies apresentam somente comportamento raspador, estando os exemplos mais conhecidos compreendidos nos gêneros *Twinnia* e *Gymnopais* (Colbo & Wotton, 1981).

O número de ínstaes em larvas de simulídeos não é fixo, variando de seis a nove, de acordo com a espécie. (Colbo & Wotton, 1981). É bem estabelecido que o tamanho dos simulídeos Holárticos varia sazonalmente (Edwards 1920; Neveu, 1973, Rühm & Sandars, 1975), possivelmente em resposta a oferta de alimento (Colbo & Porter, 1979), o que significa que cada geração deve ser investigada para que seja determinado o parâmetro mais apropriado para a diferenciação dos ínstaes (Colbo & Wotton, 1981). Entretanto, o estudo de Alencar *et al.* (2001) na Amazônia não constatou diferenças sazonais significativas nos tamanhos larvares de *Simulium perflavum*, indicando que o tamanho larvar na região Neotropical permanece constante, apesar de alguns parâmetros ambientais, tais como oferta de alimento, variarem sazonalmente.

Os mecanismos de captura de alimentos por larvas de simulídeos são bem conhecidos, através de uma série de estudos conduzidos na região Neártica, destacando-se os trabalhos de Lacey & Mulla (1977), Kurtak (1978), Braimah (1987) e Hart *et al.* (1991). Enquanto nos primeiros três estudos foram caracterizadas as relações entre a velocidade da correnteza e a eficiência de

captura de alimentos, demonstrando que as espécies estudadas possuem uma faixa de velocidade de correnteza na qual sua captação de partículas é ótima, o estudo de Hart *et al.* (1991) foi importante ao demonstrar que o posicionamento dos abanos cefálicos, estruturas utilizadas pelas larvas para a captura de partículas, é ativamente controlada por estes organismos.

A dieta alimentar das larvas de simuliidae também foi amplamente abordada na literatura da fauna Holártica, como nos trabalhos de Wotton (1977, 1980) e Freedon (1969), que demonstraram que larvas de simuliidae poderiam ser criadas até a pupação em laboratório com base em uma dieta composta somente por bactérias. No entanto, Baker & Bradnam (1976) e Hansford (1978) concluíram que as bactérias desempenham apenas um pequeno papel na nutrição das larvas, o que vem a ser reforçado em Parkes *et al.* (2004), no qual foi constatado, através da remoção experimental das larvas, que os simúlídeos reduzem efetivamente a biomassa de fitoplâncton em um rio, mas seu efeito sobre a biomassa de bacterioplâncton era pequeno.

Na região Neotropical, encontramos um estudo semelhante aos de Lacey & Mulla (1977), Kurtak (1978) e Braimah (1987), no qual a vazão, ao invés da velocidade da correnteza, foi correlacionada com a captura de partículas marcadas, sendo encontrado um padrão similar ao dos estudos anteriormente citados (Figueiró *et al.* 2002), e três estudos abordando a dieta alimentar larvar em dois biomas distintos: Lozovei *et al.*(1989) e Dellome-Filho (1989) no Sul, e Alencar *et al.* (2001) na Amazônia. Nestes estudos, microalgas se mostraram um componente importante da dieta destes organismos, entretanto, não encontramos estudos que avaliem a importância do bacterioplâncton na dieta das larvas de Simuliidae neotropicais.

A disponibilidade de alimento e a temperatura dos criadouros tiveram seu efeito na bionomia de simúlídeos neárticos destacado nos estudos de Colbo & Porter (1979, 1981), nos quais foi demonstrado que o tempo de desenvolvimento, o tamanho dos adultos, a produção de ovos e mortalidade das larvas são afetadas por esses fatores, entretanto, não existem estudos que avaliem se este padrão é consistente para Simuliidae neotropicais.

Uma série de estudos sem equivalente na região Neotropical foi conduzida ao longo dos anos na região Paleártica, destacando o papel das larvas de Simuliidae como espécies engenheiras, devido ao seu papel de elo trófico nos rios paleárticos (Wotton 1992, 1994; Wotton *et al.* 1995, 1998; Malmqvist *et al.* 2001). Nestes trabalhos é descrita a importância das larvas de Simuliidae, que devido à sua baixa eficiência digestiva, expelem partículas fecais nutritivas de uma classe de tamanho maior do que as partículas ingeridas, tornando esta matéria orgânica disponível para uma gama maior de organismos bentônicos. Malmqvist *et al.* (2004), apontaram a importância da família Simuliidae como organismos chave para todo o bioma boreal, ressaltando também a importância dos adultos como fonte de alimento para vários organismos, e seu papel polinizador.

Estudos encontrados na literatura da região Holártica demonstram que os simúlídeos são parte importante do movimento de deriva de macroinvertebrados em um sistema lótico (Hynes 1970, Waters, 1972). Fatores como a luz, tipo de substrato, temperatura, profundidade e velocidade da água tem influência sobre os padrões de deriva de Simuliidae (Pearson & Franklin, 1968; Lewis & Bennett, 1975; Donahue & Schindler, 1998). Mudanças no regime de vazão, normalmente observadas em rios regulados (Aqueles à

jusante de lagos de aproveitamento hidroelétrico), também tem influência no comportamento de deriva de larvas de Simuliidae, como demonstrado em Meissner *et al.*(2002).

A coluna d'água pode variar em diversos aspectos dentro do ambiente lótico, tais como a velocidade, turbulência e direção, refletindo a complexa topografia de córregos e rios (Eymann, 1993). Em consequência desta variabilidade, alguns tipos de habitat podem ser mais adequados a imaturos de Simuliidae do que outros, e mais do que isso, diferentes espécies podem apresentar diferentes demandas de microhabitat.

Como anteriormente citado, a captura de alimento por larvas de Simuliidae é diretamente afetada pela velocidade da água, existindo uma faixa ótima na qual a eficiência de captura tem seu ápice. Entretanto, como demonstrado para Simuliidae neárticos por Palmer & Craig (2000), tais faixas ótimas podem variar entre espécies de Simuliidae, refletindo adaptações morfológicas para diferentes condições hidrológicas. Entretanto, estudos na região holártica apontam que larvas de Simuliidae podem ocupar também velocidades acima de sua faixa ótima de captura de alimento como forma de evitar predação (Ciborowski & Craig, 1991; Hart & Merz, 1996, Malmqvist & Sackman, 1996; Merz 1991). No entanto, estudos correlacionando a velocidade da água com a distribuição de larvas de Simuliidae são escassos na literatura neotropical, podendo ser citados (Moreira *et al.* 1994, Santos Jr. *et al.* 2007, Figueiró *et al.* 2008), sendo que os dois primeiros focam na distribuição de uma única espécie, enquanto o último aborda o papel da variação da velocidade d'água na diversidade local de Simuliidae, e estudos que abordem a utilização

de velocidades mais elevadas como refúgio contra a predação são inexistentes na literatura neotropical.

Outro componente importante do microhabitat de Simuliidae é o substrato no qual as larvas se fixam. Diversos estudos abordando a ecologia de comunidades de Simuliidae abordam o papel desta variável na distribuição destes insetos, demonstrando padrões particulares de preferência de substrato para diferentes espécies, tais como Lake & Burger (1983), Corkum & Currie (1987) e Ciborowski *et al.* (1990), na região Neártica, Kuvangkadilok *et al.* (1999), Halgos *et al.* (2000) e Bernotiene (2006), na região Paleártica, e Coscarón *et al.* (1996), Grillet & Barrera (1997), Hamada *et al.* (1997), Pepinelli *et al.* (2005) e Figueiró *et al.* (2006), na região Neotropical.

A competição interespecífica é abordada em alguns estudos na região Holártica, destacando-se os trabalhos de Hemphil (1988, 1991), ambos abordando a competição entre *Simulium virgatum* Coquillett e *Hydropsyche oslari* Banks, e demonstrando a superioridade competitiva do segundo em relação ao primeiro, e Dudley *et al.* (1990), no qual era demonstrada a superioridade do mesmo *S. virgatum* sobre *Blepharicera* Michener.

A competição intraespecífica, por sua vez, é abordada em estudos do comportamento territorial das larvas neárticas de Simuliidae, como Hart (1986, 1987). Nestes estudos, é descrito o comportamento territorial de larvas de Simuliidae, sendo observado que larvas tendem a ter comportamento agressivo voltado para larvas posicionadas acima delas, o que demonstra que o comportamento territorial é direcionado somente a indivíduos que possam interferir com sua disponibilidade de alimento. A relação custo-benefício do comportamento territorialista por larvas de Simuliidae também é avaliada,

sendo observado que o comportamento territorial tende a decrescer em ambientes com uma maior oferta de alimento.

Alguns estudos relativos à bionomia e ao comportamento de adultos podem ser encontrados na literatura referente à região Holártica, destacando-se os trabalhos de Fallis (1964) e Coupland (1994), a cerca do comportamento hematofágico de fêmeas de Simuliidae, Bennett (1971) e Baldwin *et al.* (1975), sobre a capacidade de vôo e dispersão, longevidade e preferência de habitat das fêmeas, e Hunter & Jain (2000), que provou que as fêmeas grávidas não retornam ao seu sítio natal para ovipor, ao contrário do que havia sido sugerido por Rothfels (1981), a partir de evidências nos cromossomos de uma população de Simuliidae. A maior parte dos trabalhos abordando a dispersão de adultos na região holártica é realizada através de marcação radiativa (E.g.: Bennett 1971 e Baldwin *et al.* 1975), fato criticado por alguns autores, que sugerem que a radiação pode ter efeito deletério sobre o indivíduo, afetando sua capacidade de dispersão (Hunter & Jain, 2000).

Os estudos sobre adultos na região Neotropical consistem, em sua maior parte, de trabalhos abordando o comportamento hematofágico (Strieder *et al.* 1992, Py-Daniel *et al.* 1999, Medeiros & Py-Daniel 1999, Shelley *et al.* 2001, Andrezza *et al.* 2002, Monteiro-Santos & Gorayeb 2004 e Medeiros *et al.* 2006), embora possam ser encontrados alguns estudos abordando outros aspectos da bionomia e do comportamento dos adultos, tais como a descrição da bionomia de *Simulium perflavum*, realizada por Hamada (1998), a descrição do comportamento de oviposição e do ciclo de vida de *Simulium fulvotum* de Gorayeb (1981), a descrição da bionomia do subgênero *Inaequalium* encontrada em Strieder & Py-Daniel (1999) e a descrição da oviposição de

*Simulium Brachycladum* e *S. Subpallidum* por Shelley *et al.*(1995). Outra contribuição importante ao conhecimento do comportamento de oviposição dos adultos é o relato encontrado em Amaral *et al.* (2006), no qual a oviposição de Simuliidae é observada na superfície do casulo e nos filamentos branquiais de pupas de *Simulium rubrithorax*. O único estudo que descreve o potencial de dispersão de adultos de Simuliidae encontrado na literatura neotropical é Dalmat (1950), realizado na Guatemala com uso de marcação por anilina.

### **Padrões de colonização, distribuição e dinâmica populacional**

Os estudos dos padrões de distribuição são amplamente encontrados tanto na literatura da região Holártica, quanto na Neotropical, e abrangem diferentes escalas geográficas. Normalmente são encontradas três categorias de estudos sobre a distribuição de simuliidae: Estudos em uma escala biogeográfica, nos quais a distribuição das espécies e gêneros é traçada a partir de pontos empíricos, ou seja, espécimes depositados em coleções ou relatos encontrados na literatura; estudos em uma escala regional, no qual são realizadas análises multivariadas a partir de dados abióticos e material coletado de uma matriz composta por um grande número de sítios de coleta; e por fim, estudos em escalas menores, que em geral focam na dinâmica espacial e temporal.

Nesta primeira categoria de estudos, embora também possa se enquadrar na segunda categoria, destacamos McCreadie *et al.* (2005), no qual os padrões de riqueza de espécies de Simuliidae foram examinados em variadas escalas num conjunto de 532 sítios lóticos, sendo 394 destes na região Neártica e 138 na região Neotropical. Este é o único estudo a comparar

os padrões de distribuição de Simuliidae em uma escala geográfica entre estas duas regiões biogeográficas, e constata que, ao contrário do padrão já bem estabelecido na literatura de maior riqueza nos trópicos, no caso dos simulídeos, a riqueza de espécies foi maior na região Neártica, tanto na escala local, quanto na regional.

Ainda nesta escala biogeográfica, temos McCreddie & Adler (2006), no qual o conceito de ecorregiões foi aplicado por como ferramenta de prognóstico das assembléias esperadas de Simuliidae, demonstrando que em 85% das vezes, a ecorregião de origem de uma taxocenose podia ser inferida a partir de sua composição, demonstrando forte associação das características da paisagem com a simuliofauna encontrada.

Em Adler *et al.* (2005), são elaboradas e testadas hipóteses de colonização de ilhas por Simuliidae, para tal sendo estudado um conjunto de ilhas na América do Norte. Os autores encontram neste trabalho uma alta quantidade de espécies endêmicas em ilhas a 500 km ou distâncias superiores do continente, indicando que em alguma distância acima de 100 km a água representa uma barreira efetiva à colonização por Simuliidae. A relação inversa encontrada entre o número de espécies e a distância da fonte, indicaram que uma vez existindo habitat apropriado, a distância representa um papel importante na colonização. Na região Neotropical, não é encontrado nenhum estudo similar que aborde hipóteses de colonização insular por Simulídeos, sendo encontrados poucos trabalhos descrevendo a fauna insular desta família (Ex: Coscarón & Wygodzinsky 1962).

Um exemplo de estudos em uma escala biogeográfica na literatura neotropical é Coscarón & Coscarón-Arias (1995), no qual é descrita a

distribuição de Simuliidae neotropicais sobrepondo os dados encontrados na literatura com as sub-regiões biogeográficas, determinado 16 áreas de endemismo dos géneros neotropicais. Estas províncias delimitadas pelos autores foram base para uma análise biogeográfica em outro trabalho que se enquadra nesta categoria, Miranda-Esquivel (2001), um trabalho que avalia o papel da dispersão na distribuição dos subgéneros de Simuliidae neotropicais.

Em Miranda-Esquivel & Coscarón (2003), temos outro exemplo desta categoria de estudo, desta vez tendo seu enfoque na distribuição o género *Simulium* nas regiões Neotropical, Afrotropical e Australiana.

Na segunda categoria, podemos destacar Corkum & Currie (1987), na região Neártica, e Malmqvist *et al.*(1999) e Zhang *et al.* (1999), na região Paleártica. Os dois primeiros estudos fazem uso de análises multivariadas para determinar os fatores que influenciam na distribuição das espécies de Simuliidae, enquanto que Zhang *et al.* (1999) compara as taxocenoses de rios regulados e rios não-regulados. Outro estudo relevante na região Paleártica é Halgos *et al.* (2001), no qual são correlacionadas 17 variáveis abióticas com a distribuição das larvas, sendo que estas variáveis são separadas em três grupos: variáveis relacionadas à eutrofização e poluição orgânica, variáveis fisiográficas, e por fim, variáveis relacionadas aos efeitos de represamentos nos rios.

Na região Neotropical encontramos, nessa categoria, os estudos de Coscarón *et al.* (1996), no qual 73 localidades tiveram 16 fatores ambientais correlacionados com a distribuição de espécies de Simuliidae, e Hamada *et al.* (2002), no qual é estudada uma matriz de 58 rios na Amazônia Central. Nestes estudos, foi utilizada análise de componentes principais para determinar os

fatores que estão atuando de forma mais ativa na distribuição das espécies de Simuliidae, sendo observado que o tamanho do rio é o principal fator, tanto na região Holártica, quanto na região Neotropical. Entretanto, apesar do grande número de usinas hidrelétricas instaladas no território nacional, não encontramos quaisquer estudos que comparem a simuliofauna de rios regulados e rios não regulados como realizado em Zhang *et al.* (1999) e Halgos *et al.* (2001).

A maior parte dos estudos talvez esteja concentrada nesta última categoria, sendo encontrados inúmeros trabalhos na literatura da região Holártica descrevendo a dinâmica populacional e a sucessão sazonal de Simuliidae, tais como Back & Harper (1979), Lake & Burger (1983), Burgherr *et al.*(2001), Shipp & Procnier (1986). Podendo ser destacado Ciborowski & Adler (1990), no qual os padrões das espécies identificadas pela taxonomia tradicional são comparados com os padrões encontrados para as espécies determinadas através de citotaxonomia, e na região indo-malaia, Kuvangkadilok *et al.*(1999), no qual a distribuição das espécies de Simuliidae é correlacionada com a altitude.

Na região Neotropical, encontramos os trabalhos de Coscarón & Coscarón-Arias (1999) e Coscarón *et al.*(2000), na Argentina, Okazawa & Takahashi (1981), na Guatemala, Grillet & Barrera (1997), na Venezuela, e Araújo-Coutinho *et al.*(1999, 2004), Monteiro-Santos (2005), Figueiró *et al.*(2006), no Brasil.

Destes estudos, Coscarón & Coscarón-Arias (1999) e Coscarón *et al.*(2000) abordam a dinâmica temporal, correlacionando-a com fatores

abióticos, o mesmo ocorrendo em Araújo-Coutinho *et al.* (1999), sendo que neste trabalho o estudo é concentrado em uma única espécie.

Em Grillet & Barrera (1997), as taxocenoses de Simuliidae são caracterizadas sazonalmente e correlacionadas com características do habitat e microhabitat, assim como em Figueiró *et al.*(2006), sendo que neste último, taxocenoses de diferentes altitudes são comparadas entre si, tal como Kuvangdilok *et al.* (1999). Outro estudo semelhante é Monteiro-Santos (2005), no qual são caracterizados criadouros de Simuliidae em igarapés, tendo suas características de habitat e microhabitat correlacionadas com a composição de suas taxocenoses.

Em Araújo-Coutinho *et al.*(2004), temos um estudo cujo enfoque é na enzootia e epizootia de microsporídeos (Protozoa), que são agentes entomopatogênicos, em larvas de Simuliidae; no entanto, este estudo traz um estudo da dinâmica populacional de *Simulium pertinax* na região da Serra dos Órgãos similar ao encontrado em Araújo-Coutinho *et al.* (1999), este realizado na Serra do Mar.

A dinâmica temporal de Simuliidae apresenta diferenciações bem claras, quando comparamos os estudos da região Holártica com a região Neotropical, sendo a mais evidente, o número de gerações por ano. Enquanto na região Holártica temos muitas espécies univoltinas, e espécies multivoltinas que apresentam entre duas e três gerações no ano na maior parte das vezes, na região Neotropical temos espécies multivoltinas com múltiplas gerações.

Ao compararmos os estudos de distribuição, principalmente aqueles que se enquadram nas escalas regional e local, observamos que os estudos da região Holártica cada vez mais incorporam a citotaxonomia, enquanto que os

estudos ecológicos de Simuliidae neotropicais continuam tendo na taxonomia tradicional sua principal sustentação.

### ***Panorama e perspectivas***

O primeiro e evidente problema dos estudos da ecologia de Simuliidae neotropicais é a concentração de estudos realizados em determinadas áreas geográficas, enquanto outras carecem de maiores estudos. No Brasil, observamos uma concentração de estudos na região da Amazônia (Gorayeb, Hamada e Py-daniel), Sul (Strieder e Dellome) e sudeste (Araújo-coutinho, Figueiró, Pepinelli), o que se reflete no conhecimento apenas das espécies do bioma Floresta Amazônica e Mata Atlântica, não havendo estudos na literatura que abordem a ecologia de espécies do Cerrado ou do Pantanal, enquanto somente um estudo foi realizado na Caatinga (Andrade *et al* 2004).

Outra característica muito marcante da literatura sobre simúlídeos neotropicais é o fato desta abordar quase exclusivamente a importância dos fatores abióticos em sua distribuição, negligenciando os fatores bióticos, tais como a competição intra ou interespecífica ou efeitos da predação sobre Simuliidae, embora existam alguns trabalhos que registrem a predação de Simuliidae por outros organismos (Py-Daniel & Py-Daniel 1984, Strieder 1986, Sato 1987, Andrade *et al.* 2000 e Magni & Py-Daniel 1989), esta nunca foi quantificada, nem teve seu impacto sobre as populações de Simuliidae estimado.

Os padrões de preferência de microhabitat são conhecidos para poucas espécies, e a literatura carece de estudos que relacionem a morfologia larvar com as preferências de microhabitat das espécies neotropicais, além de

carecer de estudos que correlacionem as ecorregiões neotropicais com suas faunas de Simuliidae.

Os padrões de deriva das espécies neotropicais de Simuliidae não são conhecidos, e se tratando de um processo denso-dependente (Muller 1954 e Waters 1961), este fenômeno deveria ser investigado como importante mecanismo de regulação populacional destes organismos. O potencial de dispersão dos adultos de Simuliidae neotropicais também é pouco conhecido, constando de um único trabalho (Dalmat, 1950).

Estudos na região Holártica mostram esta família como espécies engenheiras de extrema importância em córregos e rios, no entanto, a importância trófica de Simuliidae nos sistemas lóticos da região Neotropical ainda é desconhecida, e estudos como Alencar *et al.* (2001) e McCreddie *et al.*(2005) demonstram que os padrões distribucionais, bionômicos e comportamentais encontrados na região Neotropical podem ser muito diferentes dos padrões descritos para as regiões Neártica e Paleártica, o que aponta para a necessidade de maiores estudos nesta região, e da reprodução de alguns estudos realizados na região Holártica ainda sem similares na região Neotropical.

### **Referências bibliográficas**

Alencar, Y. B.; Ludwig, T. A. V.; Soares, C. C. ; Hamada, N. 2001. Stomach content analyses of *Simulium perflavum* Roubaud 1906 (Diptera: Simuliidae) larvae from streams in Central Amazonia, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(4): 61-576

- Alencar, Y. B.; Hamada, N. ; Darwich, S. M. 2001. Morphometric comparison of *Simulium perflavum* larvae (Diptera: Simuliidae) between seasons and genders in Central Amazonia, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96 (6): 785-789.
- Amaral, A.M.R ; Valente, A. C. S.; Calvao-Brito, R. H. S.; Maia-Herzog, M. 2006. Oviposition of Simuliidae (Diptera) on pupae of *Simulium* (Hemicnetha) rubrithorax Lutz. *Studia Dipterologica*, 13:145-148
- Andrade, H.T.A. ; Nascimento, R. S. S. ; Gurgel, H. C. B. ; Medeiros, J. F. 2000. Simuliidae(Diptera) integrantes da dieta alimentar de *Poecilia vivipara* (Atheniformes, Poeciliidae) no Rio Ceará-Mirim, Estado do Rio Grande do Norte, Brasil. *Entomologia y Vectores*, Rio de Janeiro, v. 7, n. 1, p. 119-120.
- Andrade, H. T. A. ; Strixino, S.T. ; Py-Daniel, V. ; Medeiros, J.F. 2004. Dinâmica Sazonal de imaturos de *Hemicnetha brachyclada* (Lutz;Pinto 1931) (Diptera, Simuliidae) em um criadouro permanente do semi-árido no nordeste brasileiro. *In: Naithirithi Tiruvenkatachary Chellappa; Sathyabama Chellappa; José Zanon de Oliveira Passavante. (Org.). Ecologia Aquática Tropical. 1 ed. Natal, RN: Editora eletrônica: ServGraf, Natal/RN, 2004, v. 1, p. 45-52.*
- Andreazze, R. ; Py-Daniel, V. ; Medeiros, J. F. 2002. Influência dos fatores climáticos na atividade hematofágica de *Psaroniocompsa incrustata* (Lutz, 1910) (Diptera, Simuliidae) vetor de *Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1910) em Xitei/Xidea, área indígena Yanomami, Roraima, Brasil. *Entomologia y Vectores*, 9(4): 559-577
- Araújo-Coutinho, C.J.P.C., R.P. Mello, N.M.S. Freire, 1999. The seasonal abundance of *Simulium* (*Chirostilbia*) *pertinax* , Kollar, 1832, (Diptera:

- Simuliidae) and related entomological fauna in the municipality of Paraty, RJ, Brasil. *Revista da Universidade Rural série ciências da vida* 21(1-2):107-116.
- Araújo-Coutinho, C.J.P.C.; Nascimento, E.S.; Figueiró, R.; Becnel, J.J. 2004. Seasonality and prevalence rates of microsporidia in *Simulium pertinax* (Diptera: Simuliidae) larvae in the region of Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro, Brasil. *Journal of Invertebrate Pathology*, 85(3): 188-191.
- Baker, J.H. & Bradnam, L.A. 1976. The role of bacteria in the nutrition of aquatic detritivores. *Oecologia*, 24: 95-104
- Baldwin, W.F., Gomery, J. & West, A.S. 1975. Dispersal patterns of black flies (Diptera: Simuliidae) tagged with  $^{32}\text{P}$ , *Canadian Entomologist* 107: 113-118.
- Bennett, G.F. & Fallis, A.M. 1971. Use of  $^{32}\text{P}$  in the study of a population of *Simulium rugglesi* (Diptera: Simuliidae) in Algonquin Park, Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 41: 831-840
- Bernotiene, R. 2006. On the distribution of Black Fly larvae in small lowland in Lithuania. *Acta entomologica serbica*, supp: 115-124
- Braimah, S.A., 1987. The influence of water velocity on particle capture by the labral fans of larvae of *Simulium* Malloch (Diptera: Simuliidae). *Canadian Journal of Zoology* 65: 2395-2399.
- Ciborowski, J.J. & P.H. Adler, 1990. Ecological segregation of larval black flies (Diptera: Simuliidae) in northern Saskatchewan, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 68:2113-2122
- Ciborowski, J. J. H. & Craig, D.A. 1991. Factors influencing dispersion of larval black flies (Diptera: Simuliidae): effects of the presence of an invertebrate predator. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1120–1123.

- Colbo, M.H. & G.N. Porter, 1979. Effects of the food supply on the life history of simuliidae (Diptera). *Canadian Journal of Zoology* 57: 301-306. Apud Colbo & Wotton, 1981.
- Colbo, M.H. & R.S. Wotton, 1981. Preimaginal Blackfly Bionomics. In: Laird, M.(ed.) *Blackflies: The future for biological methods in integrated control*. Academic Press.
- Corkum, L.D. & D.C. Currie, 1987. Distributional patterns of immature simuliidae (Diptera) in northwestern North America. *Freshwater Biology* 17:201-221.
- Coscarón S., Sarandon C.L., Coscarón-Arias C. & Drago E. (1996) Analisis de factores ambientales que influyen en la distribución de los Simuliidae (Diptera: Insecta) en el cono Austral de America del Sur. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Y Naturales*, 20, 549-573.
- Coscarón, S. y P. Wygodzinsky, 1962. Simulidae (Diptera, Insecta) de Tierra del Fuego, Patagonia e Islas Juan Fernández. *Acta Zoologica Lilloana*, 18: 281-333.
- Crosskey, R.W. & T.M. Howard, 1997. *A New Taxonomic and Geographical Inventory of World Blackflies (Diptera: Simuliidae)*, Department of Entomology, The Natural History Museum, London.
- Cummins, K.W., 1987. The functional role of blackflies in stream ecosystems. In Kim, K.C. & R.W. Merrit (eds), *Black Flies: Ecology, population management and annotated world list*. The Pennsylvania State University. University Park: 1-10
- Currie, D. & Adler, P.H. 2008. Global diversity of black flies (Diptera: Simuliidae) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:469–475

- Dalmat, H.T. 1950. Studies on the flight range of certain Simuliidae, with the use of aniline dye marker. *Annals of the Entomological Society of America*, 4: 537-545.
- Dellome Filho, J. 1989. Simuliofauna do rio Marumbi, Morretes, PR, Brasil. Microalgas como alimento de larvas de *Simulium incrustatum* Lutz, 1910 (Diptera, Simuliidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84(Suppl. IV): 157-163.
- Diaz, L.A., S.A.P. Sampaio, E.A. Rivitti, C.R. Martins, P.R. Cunha, C. Lombardi, F.A. Almeida, R. Martins-Castro, M.L. Macca, C. Lavrado, G.H. Filho, P.C.Borges, A. Chaul, L. Minelli, J.C. Empinotti, H. Friedman, I. Campbell, R.S. Labib & G.J. Anhalt, 1989. Endemic pemphigus foliaceus (fogo selvagem):II.Current and historic epidemiologic studies..*Journal of Investigative Dermatology*, 92: 4-12.
- Eymann, M., 1993. Some boundary layer characteristics of microhabitats occupied by larval black flies (Diptera: Simuliidae). *Hydrobiologia* 259: 57-67.
- Figueiró, R.; Nascimento, E.S. ; Araújo-Coutinho, C.J.P.C. 2002. Avaliação da influência da vazão da coluna d'água do criadouro artificial sobre a captação de partículas por larvas de *Simulium pertinax* (DIPTERA: SIMULIIDAE). *Entomologia y Vectores*, 9(2):251-261
- Figueiró, R.; Araújo-Coutinho, C.J.P.C. ; Gil-Azevedo, L.H. ; Nascimento, E.S.; Monteiro, R.F. 2006. Spatial and temporal distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Itatiaia National Park, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35(4):542-550

- Figueiró, R.; Nascimento, E.S. ; Gil-Azevedo, L.H.; Maia-Herzog, M.; Monteiro, R.F. 2008. Local distribution of blackfly (Diptera, Simuliidae) larvae on two adjacent streams: The role of water current velocity on the diversity of blackfly larvae. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(3): 452-454.
- Fredeen, F.J.H. 1964. Bacteria as food for blackfly larvae (Diptera:Simuliidae) in laboratory cultures and in natural streams. *Canadian Journal of Zoology*, 42: 527-548.
- Gorayeb IS 1981. Comportamento de oviposição e ciclo evolutivo de *Simulium fulvinitum* Cerq. & Mello, 1968 (Diptera, Nematocera). *Acta Amazonica*, 11: 595-604.
- Grillet, M.E. & R. Barrera, 1997. Spatial and temporal abundance, substrate partitioning and species co-occurrence in a guild of Neotropical blackflies (Diptera: Simuliidae). *Hydrobiologia*, 345:197-208.
- Halgos, J., Illésová, D. & Krno, I. 2001. The effect of some ecological factors on longitudinal patterns of black fly community structure (Diptera, Simuliidae) in a foothill stream. *Biologia*, Bratislava 56(5): 513-523.
- Hamada, N., 1993. Abundância de larvas de *Simulium goeldii* (Diptera:Simuliidae) e caracterização do seu habitat em uma floresta de terra firme, na Amazonia Central. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia* 9:203-218.
- Hamada, N. & Adler, P.H. 2001. Bionomics and keys to immatures and adults of *Simulium* (Diptera: Simuliidae) from Central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, 31 (1): 109-132.

- Hamada, N., J.W. McCreadie & P.H. Adler, 2002. Species richness and spatial distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in streams of Central Amazonia, Brazil. *Freshwater Biology*, 47(1): 31-40.
- Hansford, R.G. 1978. Life-history and distribution of *Simulium austeni* (Diptera: Simuliidae) in relation to phytoplankton in some southern English rivers. *Freshwater biology* 8:521-531
- Hart, D.D., 1986. The adaptative significance of territoriality in filter-feeding larval blackflies (Diptera: Simuliidae). *Oikos* 46: 88-92
- Hart, D.D. 1987a. Territoriality in aquatic insects: cost-benefit models and experimental tests. *American Zoologist* 27(2): 371-386
- Hart, D.D., 1987b. Processes and patterns of competition in larval black flies. *In*: Kim, K.C. & R.W. Merrit (eds), *Black Flies: Ecology, population management and annotated world list*. Pennsylvania State University, University Park: 109-128.
- Hart, D.D., Merz, R.A., Genovese, S.J. & Clark, B.D. 1991. Feeding postures of suspension-feeding larval black flies: the conflicting demands of drag and food acquisition. *Oecologia* 85: 457-463.
- Hart, D. D. & R. A. Merz. 1998. Predator-prey interactions in a benthic stream community: a field test of flow-mediated refuges. *Oecologia* 114: 263-273.
- Kiel, E., F. Böge & W. Rühm, 1998. Sustained effects of larval blackfly settlement on further substrate colonizers. *Archiv für Hydrobiologie*, 141(2): 153-166.
- Kurtak, D.C. 1978. Efficiency of filter feeding of blackfly larvae (Diptera: Simuliidae). *Canadian Journal of Zoology* 56:1608-1623

- Kuvangkadilok, C., Boonkemtong, C & Phayuhasena, S. 1999. Distribution of the larvae of blackflies (Diptera: Simuliidae) at Doi Inthanon National Park, Northern Thailand. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 30(2):328-326
- Lake, D.J & J.F. Burger , 1983. Larval distribution and succession of outlet-breeding blackflies (Diptera: Simuliidae) in New Hampshire. *Canadian Journal of Zoology*, 61:2519-2533
- Lozovei AL 1989. Diatomáceas (Bacillariophyceae) como alimento das larvas de *Simulium* spp. (Diptera, Simuliidae) no rio Passaúna, Curitiba, Paraná, Brasil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 32: 339-376.
- Lutz, A. 1910. Segunda contribuição para o conhecimento das espécies brasileiras do gênero *Simulium*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 2, pp. 213-267.
- Malmqvist, B. & G. Sackmann. 1996. Changing risk of predation for a filter-feeding insect along a current velocity gradient. *Oecologia* 108: 450–458.
- Malmqvist, B.; A. Y. Zhang, & P. H. Adler. 1999. Diversity, distribution and larval habitats of North Swedish blackflies (Diptera: Simuliidae). *Freshwater Biology*, 42: 301–314.
- Malmqvist, B., R. S. Wotton & Y. Zhang, 2001. Suspension feeders transform massive amounts of seston in large northern rivers. *Oikos* 92: 35–43.
- Malmqvist, B., P. H. Adler, K. Kuusela, R. W. Merritt & R. S. Wotton, 2004. Black flies in the boreal biome, key organisms in both terrestrial and aquatic environments: a review. *Ecoscience* 11(2): 187–200.
- McCreadie, J. & M.H. Colbo, 1991. Spatial distribution patterns of larval cytotypes of the *Simulium venustum* / *verecundum* complex on the Avalon

- Peninsula, Newfoundland: Factors associated with occurrence. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2651-2659
- McCreadie, J. & M.H. Colbo, 1992. Spatial distribution patterns of larval cytotypes of the *Simulium nenustum* / *verecundum* complex on the Avalon Peninsula, Newfoundland: Factors associated with cytotype abundance and composition. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1389-1396.
- McCreadie, J., P.H. Adler & M.H. Colbo, 1995. Community structure of larval black flies (Diptera: Simuliidae) from the Avalon Peninsula, Newfoundland. *Ann. Ent. Soc. Am.* 88: 51-57.
- McCreadie, J.W., P.H. Adler & N. Hamada. 2005. Patterns of species richness for blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Nearctic and Neotropical regions. *Ecological Entomology*, 30: 201-209.
- Medeiros, J.F. ; Andrade, H.T.A. 1999. Larval preference of *Psaroniocompsa incrustata* (Lutz, 1910) (Diptera Simuliidae) for different colors of artificial substrates in breeding grounds, at pium river, state of Rio Grande do Norte, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(6): 849-850
- Medeiros, J. F. ; Py-Daniel, V. 1999. Atividade hematofágica e infecção natural de três espécies de Simuliidae (Diptera) em Xitei/Xidea, área indígena Yanomami, Roraima, Brasil. *Entomologia y Vectores*, 6(3): 210-226
- Medeiros, J. F.; Py-Daniel, V. ; Izzo, T.J. 2006. The influence of climatic parameters in the haematophagic daily activity of *Cerqueirellum argentiscutum* (Shelley & Luna Dias) (Diptera, Simuliidae) in Amazonas, Brazil. *Acta Amazonica*, 36: 563-568

- Miranda-Esquivel, D.R & S. Coscarón. 2003. Distributional Patterns of Neotropical, Afrotropical and Australian-oriental *Simulium* Latreille Subgenera (Diptera: Simuliidae) *Cimbebasia*, 19: 165-174.
- Monteiro-Santos, E.; Gorayeb, I. S. 2005. Criadouros de Simuliidae (Diptera: Nematocera), entomofauna associada em igarapés do nordeste do Estado do Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Zoologia*, 2(01): 249-256.
- Moraes, M.A.P. & G.M. Chaves, 1974. Um caso de oncocercose no território de Roraima, Brasil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 16(2):110-113.
- Moreira, G. R. P.; R. A. Pegoraro & G. Sato. 1994. Influência de fatores abióticos sobre o desenvolvimento de *Simulium nogueirai* D'Andreatta & González em um córrego da mata Atlântica. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 23: 525–542.
- Neveu, A., 1973. Variations biométriques saisonnières chez les adultes de quelques espèces de Simuliidae (Diptera: Nematocera) d'une ruisseau des Pyrénées-Atlantiques, le lessuraga. *Annales de Hydrobiologie*, 4:51-75 Apud Colbo & Wotton, 1981.
- Okazawa, T. & H. Takahashi, 1981. Blackflies (Diptera: Simuliidae) in highland streams in Guatemala, with special reference to the seasonal prevalence of immature stages and voltinism. *Sanitary Zoology*, 32:301-308.
- Palmer, R.W. & Craig, D.A. 2000. An ecological classification of primary labral fans of filter-feeding black fly (Diptera: Simuliidae) larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 78(2): 199-21

- Parkes, A.H., Kalff, J., Boisvert, J. & Cabana, G. 2004. Feeding by black fly (Diptera: Simuliidae) larvae causes downstream losses in phytoplankton, but not bacteria. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(4): 780–792.
- Pepinelli, M. ; Trivinho-Strixino, S. 2002. Colonização de substratos artificiais de diferentes cores por imaturos de *Simulium inaequale* Paterson e Shannon, 1927 (Diptera, Simuliidae).. *Entomologia y Vectores*, 9(3):349-357
- Pepinelli, M. ; Trivinho-Strixino, S. & Hamada, N. 2005. Imaturos de Simuliidae (Diptera, Nematocera) e caracterização de seus criadouros no Parque Estadual Intervales. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(4): 527-530.
- Planchon, J.E., 1844. Histoire d'une larve aquatique de genre *Simulium*. *Typographie et lithographie de Boehm*. Montpellier Apud Colbo & Wotton, 1981.
- Puri, I.M., 1925. On the life-history and structure of early stages of Simuliidae (Diptera: Nematocera). Part I and II. *Parasitology*, 17:295-369, Apud Colbo & Wotton, 1981.
- Py-Daniel, L.H.R. & V. Py-Daniel. 1984. Observações sobre *Spatuloricaria evansi* (Boulenger, 1982) (Osteichthyes: Loricariidae) e a sua predação em Simuliidae (Diptera: Culicomorpha). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Zoologia* 1: 207-218.
- Py-Daniel, V. ; Passos, M. C. V. ; Medeiros, J. F. ; Andreazze, R. 1999. Dinâmica da atividade hematofágica (preferências horárias- tópicas) e estado reprodutivo das fêmeas de *Thyrsopelma guianense* (Wise, 1911) (Diptera, Simuliidae, Culicomorpha), principal vetor da filária *Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893) no Brasil.. *Entomologia y Vectores*, 6(4):339-360

- Ross, D.H. & R.W. Merrit, 1987. Factors affecting larval blackflies distribution and population dynamics. *In*: Kim, K.C. & R.W. Merrit (eds), Black flies: Ecology, Population Management and Annotated World List. The Pennsylvania State University, University Park: 90-108.
- Rothfels, K. 1981. Cytological approaches to the study of black fly systematics and evolution. *In*: Stock, M.W. (Ed.). Applications of genetics and cytology in insect systematics and evolution, University of Idaho, Moscow, pp. 67-83
- Sato, G. 1987. Identificação de peixes predadores de larvas de simúlídeos da região de Joinville, SC. *Ciência e Cultura*, 39:962-966.
- Santos-Jr, J.E. ; Strieder, M.N. ; Fiorentin, G.L. ; Neiss, U.G.. 2007. Velocidade da água e a distribuição de larvas e pupas de *Chirostilbia pertinax* (Kollar) (Diptera, Simuliidae) e macroinvertebrados associados. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51(1):62-66
- Shelley, A. J. ; Luna-Dias, A. P. A.; Maia-Herzog, M. ; Garritano, P. 1995. Oviposition In *Simulium Brachycladum* Lutz & Pinto And *S. Subpallidum* Lutz (Diptera: Simuliidae) In Brazil.. *Entomologist's Monthly Magazine*, 131: 171-172
- Shelley, A. J. ; Maia-Herzog, M. ; Luna-Dias, A. P. A. ; Camargo, M. ; Garritano, P. 2001. Biting behaviour and potential vector status of anthropophilic simuliid species (Diptera:Simuliidae) in a new focus of human onchocerciasis at Minaçu, central Brazil.. *Medical and Veterinary Entomology*, 15: 1-12
- Shipp, J.L. and W.S. Procnier. 1986. Seasonal occurrence of, development of, and the influences of selected environmental factors on the larvae of *Prosimulium* and *Simulium* species of blackflies (Diptera: Simuliidae) found

- in the rivers of southwestern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 1491-1499.
- Strieder, M.N. 1986. Ocorrência de Simuliidae (Diptera: Nematocera) no conteúdo estomacal de peixes no Arroio Feitoria, Picada Verão, Sapiranga, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Biol. Leopold.* 8: 167-176.
- Strieder, M. N. ; Corseiul, E. .1992 Atividades de hematofagia em Simuliidae (Diptera, Nematomorpha) na Picada Verão, Sapiranga, RS - Brasil.. *Acta Biologica Leopoldensia*, 14(2): 75-98
- Strieder, M. N. & Py-Daniel, Vi .1999 Espécies de Inaequalium (DIPTERA, SIMULIIDAE): dados bionômicos e chaves para sua identificação. *Biociências*, 7(2): 43-72
- Strieder, M.N, J.E. Santos Jr. & A.M.O. Pês, 2002. Diversidade e distribuição de Simuliidae (Diptera: Nematocera) no gradiente longitudinal da bacia do rio dos Sinos, no Rio Grande do Sul, Brasil. *Entomologia Y Vectores*, 9(4): 527-540.
- Strieder, M. N. ; Santos-Jr, J.E. ; Vieira, E.M. 2006. Distribuição, abundância e diversidade de Simuliidae (Diptera, Nematocera) em uma bacia hidrográfica impactada no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 50(1):119-124.
- Verdat, F.J., 1822. Memoir pour servir à l`histoire des simulies, genre d`insectes de l`ordre des diptères, famille des tipulaires; lu à la réunion de la Societé helvétique des Sciences naturelles à Bâle, le 25 juillet 1821. *Naturw. Anz.* 9:65-70. Apud Colbo & Wotton, 1981.
- Wotton R.S. 1977. The size of particles ingested by moorland stream blackfly larvae (Simuliidae). *Oikos*, 29:332-335.

- Wotton R.S. 1980. Bacteria as food for blackfly larvae (Diptera: Simuliidae) in a lake-outlet in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 17: 127-130.
- Wotton, R. S. 1992. Feeding by blackfly larvae (Diptera:Simuliidae) forming dense aggregations at lake outlets. *Freshwater Biology*, 27: 139–149.
- Wotton, R. S. 1994. Particulate and dissolved organic matter as food. – *In*: Wotton, R. S. (ed.), The biology of particles in aquatic systems. Lewis, pp. 235–288.
- Wotton, R.S., Malmqvist, B. and Ashelford, K.E. 1995. The retention of particles intercepted by a dense aggregation of lake-outlet suspension feeders. *Hydrobiologia*, 306: 125–129.
- Wotton, R. S., Malmqvist, B., Muotka, T. and Larsson, K. 1998. Fecal pellets from a dense aggregation of suspension feeders: an example of ecosystem engineering in a stream. *Limnology and Oceanography* 43: 719–725.
- Wygodzinsky, P. & S. Coscarón, 1962. On the relationships and zoogeographical significance of *Austrosimulium antracinum* (Biott), a blackfly from southern South America (Diptera: Simuliidae). *Pacific Insects* 4 (1): 235-244.
- Zhang, Y, Malmqvist, B & Englund, G. 1998. Ecological processes affecting community structure of blackfly larvae in regulated and unregulated rivers: a regional study. *Journal of Applied Ecology*, 35: 562-575

Distribuição espacial e sucessão temporal de simúlídeos: Efeitos dos fatores  
abióticos em uma escala de mesohabitat

---

**Resumo.** Neste capítulo é estudada a distribuição temporal e espacial de larvas de espécies de simúlídeos, em uma escala de mesohabitat. Foram observadas as sucessões sazonais em quatro sítios distintos, dos quais três apresentaram seu pico de riqueza e diversidade no mês de abril. As associações das espécies de simúlídeos a variáveis do mesohabitat (pH, tamanho do rio, profundidade, temperatura da água, cobertura vegetal) foram investigadas com uma Análise de Correspondência Canônica (CCA). A diversidade beta foi relacionada ao regime de chuvas, indicando no bioma Cerrado um padrão oposto ao encontrado para a Mata Atlântica (Moreira *et al.* 1994; Pepinelli *et al.* 2005), com maior abundância de larvas no período de estiagem, e uma tendência inversamente proporcional da diversidade em relação à precipitação. Para explicar esse padrão, é proposto um mecanismo composto de dois ciclos sucessionais que se alternam, um no período de estiagem, dominado por fatores bióticos, e outro no período de chuvas, dominado pelos fatores abióticos.

**Abstract.** In this chapter, the spatial and temporal distribution of blackflies is investigated in a mesohabitat scale. The seasonal successions in four different sites were examined, from which three sites showed their species richness and diversity peaks in April. The associations of blackfly species to characteristics of the mesohabitat (pH, river size, depth, water temperature, canopy cover) was investigated through a Canonical correspondence analysis (CCA). The beta diversity was related to the rain regime, indicating that the Cerrado has an opposite pattern to that of Mata Atlântica (Moreira *et al.* 1994; Pepinelli *et al.* 2005), with more abundance and diversity in the dry season, and a trend towards an inversely proportional relationship between diversity and precipitation. To explain this pattern, we suggest a mechanism composed of two alternating successional cycles, one for the dry season, when the biotic factors are dominant, and another in the wet season, when the abiotic factors are.

## Introdução

As larvas de simúlídeos geralmente são um componente representativo de sistemas lóticos, pois geralmente estão presentes em grandes densidades. A importância destes organismos nesses ecossistemas se dá por duas razões principais: primeiro, por ser presa de diversos predadores, e desta forma constituir um recurso para várias espécies de predadores tais como macroinvertebrados e peixes; e em segundo lugar, devido ao seu papel como elo trófico (Wotton *et al.* 1998).

Apesar de larvas de simúlídeos serem usualmente consideradas exemplos clássicos de organismos filtradores (Burgherr *et al.* 2001), a literatura recente demonstra que estes organismos capturam partículas em suspensão na coluna d'água de forma não seletiva (Hershey *et al.* 1996, Wotton 1996 and Ciborowski *et al.* 1997), além de estes organismos também poderem apresentar hábito coletor e raspador.

Embora estes organismos estejam presentes em quase todos os ambientes lóticos (Burgherr *et al.* 2001), eles são geralmente encontrados em densidades muito altas na saída de lagos e reservatórios (Sheldon & Oswood, 1977, Wotton, 1987, Malmqvist 1994).

O potencial de simúlídeos de alcançarem altas densidades pode ser influenciado por uma série de fatores, os quais incluem características do sítio de criação, abundância sazonal, alcance de vôo, comportamento de acasalamento e oviposição (Lake & Burger, 1983).

As principais características dos criadouros associadas a distribuição e dinâmica de populações de simúlídeos são, segundo Ross & Merrit (1987): distância da saída de um lago ou reservatório, o tamanho do córrego / rio,

disponibilidade de alimento, substrato, velocidade da correnteza, profundidade, luz e condições físico-químicas.

Apesar de fatores bióticos poderem afetar intensamente a estrutura das comunidades em sistemas lóticos, acredita-se que o papel dominante na formação das assembléias de espécies seja dos fatores abióticos (Allan 1995). Assim, o objetivo principal neste capítulo foi identificar os principais fatores abióticos influenciando as distribuições espacial e temporal de larvas de simúldeos e a dinâmica de populações destes organismos em uma escala regional.

Embora alguns estudos sobre a distribuição sazonal e dinâmica de populações de simúldeos neotropicais possa ser encontrada na literatura (Araújo-Coutinho *et al.* 1999, 2004; Coscarón & Coscarón-Arias 1999, Coscarón *et al.* 2000, Figueiró *et al.* 2006), o presente estudo é uma das primeiras contribuições sobre a ecologia dos simúldeos do Cerrado.

## **Material e métodos**

As coletas das larvas foram realizadas em seis campanhas bimestrais, entre Outubro de 2004 e Agosto de 2005, nos sítios Piabanha, Córrego do Mato, Ribeirão do Lages e Tocantins, de acordo com os procedimentos descritos na metodologia geral.

Para avaliar os fatores abióticos atuando sobre a distribuição das comunidades de simúldeos em uma escala regional, foi utilizada uma Análise de correspondências canônica (CCA) com fatores que variam em uma escala de mesohabitat: pH, tamanho do rio, velocidade média de correnteza, profundidade média e cobertura vegetal. Para testar a significância de cada

variável ambiental utilizada no modelo da CCA, foram conduzidas 5000 permutações de Monte Carlo para cada uma delas (somente variáveis com  $p < 0.05$  foram utilizadas no modelo).

A estrutura das comunidades foi avaliada em uma escala local a partir do cálculo da diversidade beta, sendo calculado o índice de Whittaker para cada par de sítios, e então calculada uma média do índice para cada campanha. Devido a última campanha (Agosto de 2005) ter se dado em um momento que a formação do lago de aproveitamento hidrelétrico já havia alterado as características de alguns sítios tornando-os inapropriados para imaturos de Simuliidae, esta coleta foi desconsiderada nessa análise.

As diversidades betas médias de cada campanha foram utilizadas em uma regressão linear simples, com dias nos quais choveu pelo menos 5 mm utilizados como variável independente. Os dados pluviométricos foram gentilmente cedidos pelo INMET.

## **Resultados**

Foi coletado um total de 2385 larvas, pertencentes a 12 espécies de simúlídeos (Tabela 1). A correlação entre o número de larvas amostradas e o número de espécies não foi significativa, então, foi assumido que não havia ruído do método amostral.

A espécie mais abundante no total foi *Simulium subpallidum* Lutz 1910, com 867 indivíduos coletados, seguida de *Simulium nigrimanum* Macquart 1838, com 456 indivíduos, *Simulium incrustatum* Lutz 1910, com 449 indivíduos, *Simulium cuasiexiguum* Shelley, Luna dias, Maia-Herzog & Lowry 2001, com 239 indivíduos, *Simulium perflavum* Roubaud 1906, com 172

indivíduos, *Simulium subnigrum* Lutz 1910, com 64 indivíduos, *Simulium minusculum* Lutz 1910, com 54 indivíduos, *Simulium guianense* Wise 1911 e *Simulium* (inaequalium) sp., com 34 indivíduos cada, *Simulium pertinax* Kollar, 1832, com 10 indivíduos e *S. quadrifidum* Lutz 1910, com seis indivíduos.

Entretanto, a distribuição de abundância das espécies variou dependendo do sítio e do período amostrado. No córrego Piabanha, *S. subpallidum* foi a espécie dominante nas campanhas de outubro, dezembro e junho, enquanto *S. subnigrum* dominou a campanha de fevereiro, e *S. nigrimanum* a coleta de abril. O pico de diversidade e riqueza de espécies neste sítio foi em abril (Fig. 7).

No córrego do mato, *S. nigrimanum* dominou as coletas de outubro e fevereiro, *S. subpallidum* as coletas de dezembro e abril, *S. incrustatum* dominou a coleta de Junho e *S. perflavum* dominou a coleta de agosto. Neste sítio, o pico da diversidade também ocorreu em abril (Fig. 8).

No Ribeirão do Lages foram observadas somente duas espécies, *S. subpallidum*, presente em todas as coletas, e *S. cuasiexiguum*, presente somente na coleta de abril. Desta forma, o pico de diversidade e riqueza de espécies neste sítio, assim como nos anteriores, foi também em abril (Fig. 9).

No sítio localizado no rio Tocantins, somente foram registradas larvas em três momentos (outubro, dezembro e junho), sendo observados três pares distintos de espécies: *S. incrustatum* e *S. guianense* em outubro, *S. subpallidum* e *S. minusculum* em dezembro e *S. cuasiexiguum* e *S. subnigrum* em Junho. Ao contrário dos demais sítios, o pico de diversidade foi em dezembro (Fig 10).

As maiores abundâncias em três dos sítios de coleta foram registradas em junho, enquanto somente no sítio Ribeirão do Lages a maior abundância de larvas de simúlídeos foi registrada em abril (Fig. 11).

A análise de correspondências canônica (CCA) demonstrou que *S. subnigrum*, *S. (Inaequalium) sp.*, *S. perflavum*, *S. guianense*, *S. nigrimanum* e *S. incrustatum* estiveram associados a rios menores, com maior cobertura vegetal, temperaturas mais baixas e pH mais básico, enquanto *S. pertinax*, *S. cuasiexiguum* e *S. quadrifidum* se mostraram associados a rios maiores, mais profundos, com pH mais ácido e temperaturas mais elevadas (Fig. 12).

A regressão linear demonstrou uma relação significativa e negativa entre a diversidade beta e a pluviosidade ( $F=12,81$ ,  $P=0,037$ ,  $r^2=0,8102$ ) (Fig. 13).

Tabela 1 : Total de larvas de simúlídeos coletadas por espécie em cada sítio estudado.

	Piabanha	Córrego do mato	Ribeirão do lages	Tocantins	Total
<i>S. subpallidum</i> Lutz 1910	147	342	359	19	867
<i>S. minusculum</i> Lutz 1910	4	0	0	50	54
<i>S. quadrifidum</i> Lutz 1910	6	0	0	0	6
<i>S. incrustatum</i> Lutz 1910	25	392	0	32	449
<i>S. subnigrum</i> Lutz 1910	55	5	0	4	64
<i>S. pertinax</i> Kollar 1832	10	0	0	0	10
<i>S. cuasiexiguum</i> Shelley, Luna dias, Maia-Herzog & Lowry 2001	18	0	89	132	239
<i>S. nigrimanum</i> Macquart 1838	26	430	0	0	456
<i>S. (Inaequalium) SP</i>	34	0	0	0	34
<i>S. guianense</i> Wise 1911	0	23	0	11	34
<i>S. perflavum</i> Roubaud 1906	0	172	0	0	172
Total de larvas coletadas	325	1364	448	248	2385

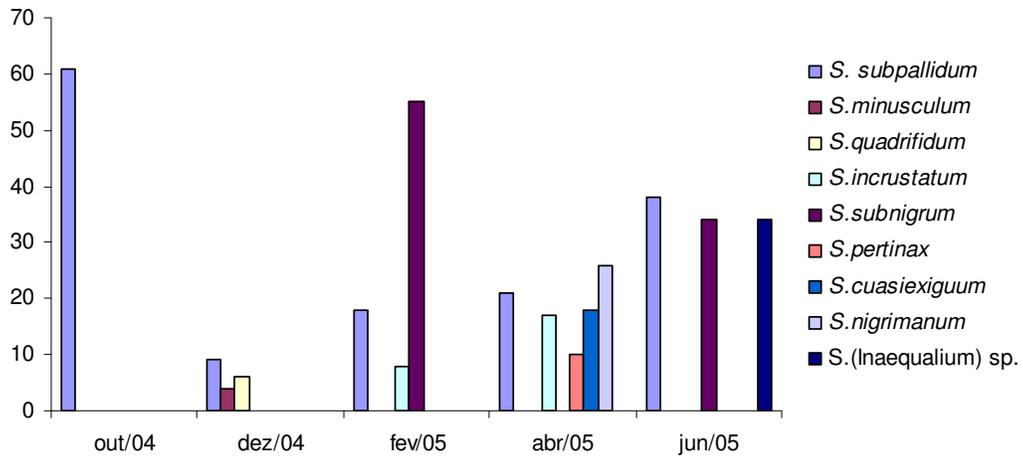


Figura 7: Sucessão temporal de simuliídeos no córrego Piabanha.

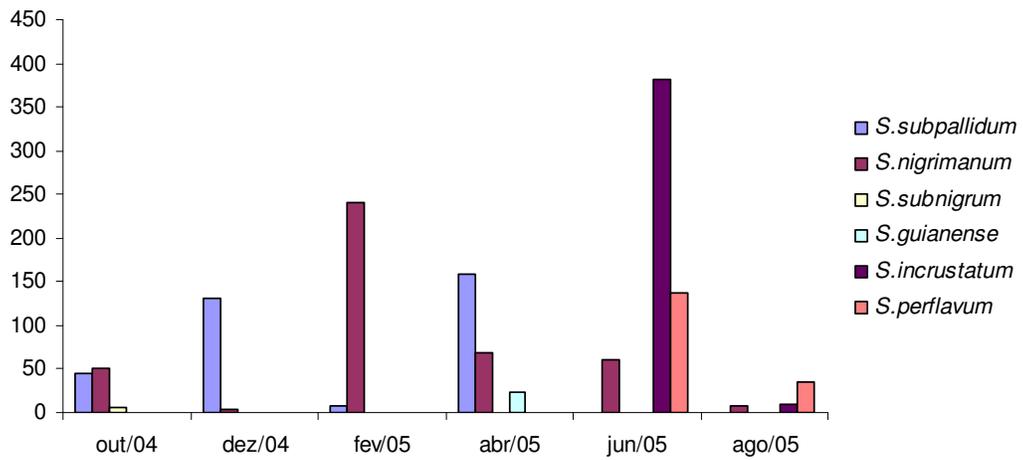


Figura 8: Sucessão temporal de simuliídeos no córrego do mato.

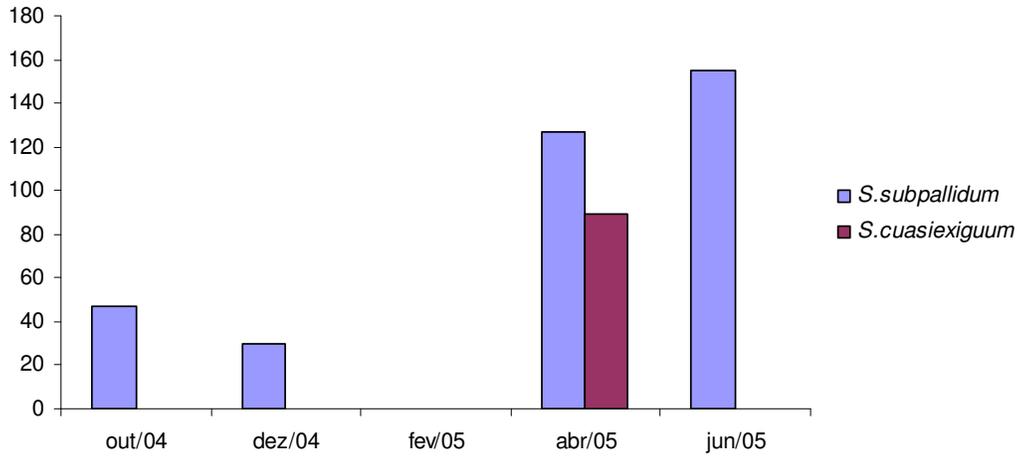


Figura 9: Sucessão temporal de simúlídeos no Ribeirão do Lages

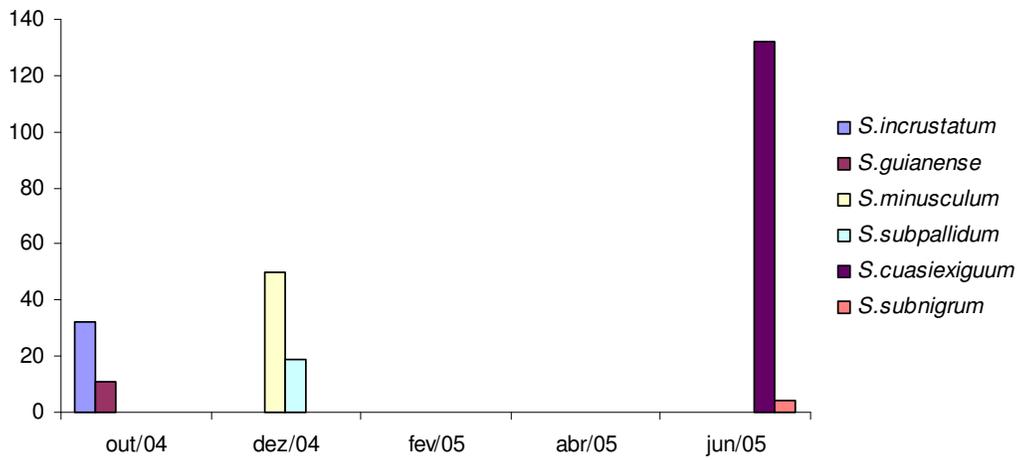


Figura 10: Sucessão temporal de simúlídeos no rio Tocantins

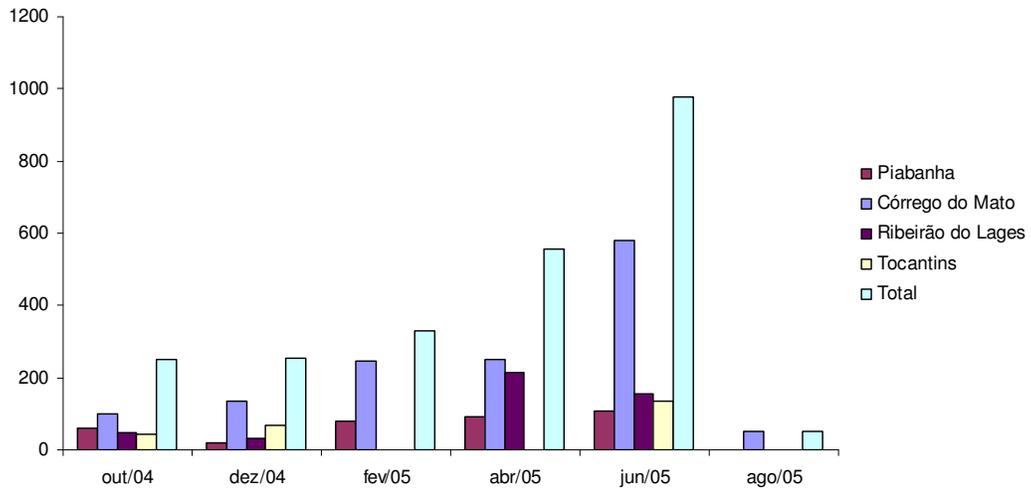


Figura 11: Abundâncias de larvas de simúlídeos amostrados em cada sítio e no seu total, por campanha.

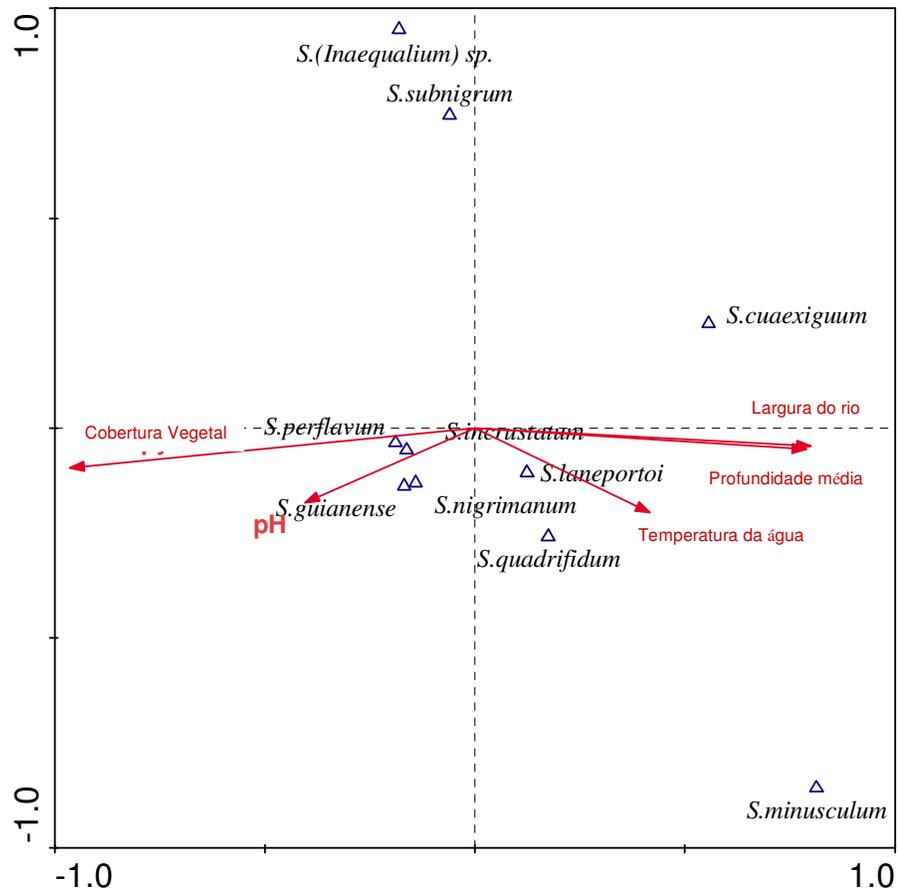


Figura 12: Análise de correspondências canônica (CCA) ordenando as espécies de simúlídeos por características de mesohabitat.

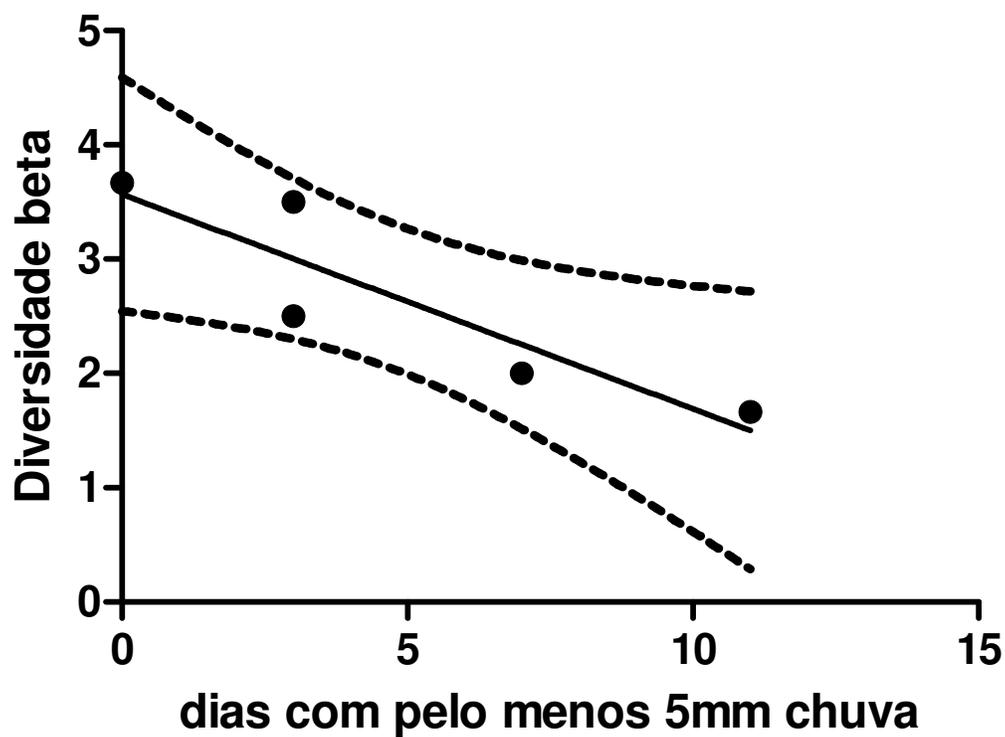


Figura 13: Regressão linear para a diversidade beta de espécies de simúlideos em relação aos dias de chuva (5mm ou mais) no mês da coleta ( $F=12,81$ ,  $P=0,037$ ,  $r^2=0,8102$ ). Linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança de 95%.

## Discussão

Alguns estudos sugerem que altas diversidades de simúlideos estejam associadas a rios de temperaturas mais amenas e leito rochoso em áreas florestadas (Coscarón et al., 1996; Grillet & Barrera, 1997), descrição da qual os sítios que mais se aproximam são o córrego Piabanha e Córrego do Mato. O córrego Piabanha, apesar de relativamente menos quente que os sítios Tocantins e Ribeirão do Lages, é mais exposto, e portanto, mais quente que o Córrego do Mato. Mas por outro lado, este último apresenta modificações de origem antropogênica.

A presença de *S.perflavum* no sítio Córrego do Mato corrobora um padrão anteriormente registrado na literatura, de que esta espécie possui forte associação a ambientes modificados, especialmente aqueles com represamentos artificiais (Hamada & Adler 2001).

A saída da análise de correspondências canônica corrobora um padrão bem estabelecido na literatura, que o tamanho do rio é um dos fatores proeminentes atuando na distribuição de imaturos de Simuliidae em uma escala regional (Shelley et al., 2000; Hamada et al., 2002; McCreadie et al., 2004, 2005; Figueiró et al., 2006).

Ao contrário do que foi encontrado em estudos na literatura sobre a sazonalidade da simuliofauna da Mata Atlântica (Moreira et al. 1994; Pepinelli et al. 2005), a maior abundância de simúlideos foi observada no período de estiagem, não no período de chuvas. Este padrão observado neste estudo também foi registrado para Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera, outros macroinvertebrados pertencentes a entomofauna normalmente associada à

Simuliidae, no trabalho de Bispo *et al.* 2001, realizado também no Cerrado, indicando que este possa ser um padrão característico deste bioma.

Em sistemas lóticos neotropicais, as comunidades de macroinvertebrados são constantemente submetidas a uma dinâmica de variações de vazão que está diretamente ligada ao regime de chuvas. Desta forma, a ocorrência de tais distúrbios (as variações de vazão) deve variar sazonalmente.

Os efeitos de inundações catastróficas em comunidades de macroinvertebrados aquáticos são, freqüentemente, descritos na literatura (Stefan, 1965, Stanford & Ward 1983, Picket & White 1985, Sagar 1986, Resh *et al.* 1988, Townsed 1989). Allan (1995) sugere que os fatores abióticos têm um papel dominante em delinear as comunidades biológicas em sistemas lóticos holárticos.

Entretanto, aqui é proposto um modelo conceitual para explicar a variação sazonal encontrada na estrutura das comunidades de simúlídeos, o qual possivelmente pode ser generalizado para as comunidades de macroinvertebrados lóticos de ambientes com estações de chuvas e de seca bem definidas. Neste modelo, é postulado que a influência de fatores bióticos e abióticos na estruturação dessas comunidades alternaria sua importância sazonalmente.

O modelo aqui proposto sugere que em períodos nos quais os distúrbios são mais freqüentes, ocorra uma sequência de sucessões ecológicas mais curtas, a qual usualmente resultaria em comunidades menos diversas, compostas de espécies com maior potencial de colonização. Este segmento do

ciclo sazonal, devido aos distúrbios mais freqüentes, tenderia a ser mais influenciada por fatores abióticos (Fig.14).

Já o segmento correspondente ao ciclo sazonal no qual as chuvas são menos freqüentes deve apresentar uma sequência de sucessões ecológicas mais longas, e comunidades mais diversas, além de tender a ser mais influenciada pelos fatores bióticos, tais como a competição e a predação.

Desta forma, é postulado que em sistemas como o do presente estudo, nos quais existem estações úmida e seca bem definidas, os fatores abióticos e bióticos, respectivamente, alternem sua proeminência na estruturação das comunidades biológicas destes sistemas. As durações do ciclo biótico e abiótico devem variar regionalmente, em resposta a variações climáticas geográficas.

Este modelo proposto poderia ser testado com maiores estudos da entomofauna destes ambientes, nos quais fosse realizado um acompanhamento do processo sucessional nas duas estações.



Figura 14: Modelo de sucessão de espécies de simúlideos proposto a partir da relação observada no presente estudo entre a diversidade beta e a quantidade de dias com chuva.

### Referências bibliográficas

- Allan, J. D. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, New York.
- Bispo, P.C., Oliveira, L.G., Crisci, V.L. & Silva, M.M. 2001. A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 13(2): 1-9.
- Coscarón, S. & Coscarón-Arias, 1999. Los Simuliidae (Diptera: Insecta) del río Parana en el area proxima a la ciudad de Corrientes (Argentina): Dinamica poblacional de los estados imaturos. *Facena* 15: 25-37

- Coscarón, S., Coscarón-Arias, C.L. & Porcaro, G. 2000. Simuliidae (Diptera) del río Quequén Grande en las cascadas, (Buenos Aires, Argentina): Variación poblacional y relación con temperatura, caudal y precipitaciones. *Acta Entomologica Chilena*, 24: 29-36
- Coscarón S., Sarandon C.L., Coscarón-Arias C. & Drago E. (1996) Analisis de factores ambientales que influyen en la distribución de los Simuliidae (Diptera: Insecta) en el cono Austral de America del Sur. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Y Naturales*, 20: 549-573.
- Figueiró, R., Araújo-Coutinho, C.J.P.C., Gil-Azevedo, L.H., Nascimento, E.S. & Monteiro, R.F. 2006. Spatial and temporal distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Itatiaia National Park, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35(4): 542-550.
- Picket, S.T.A. & P.S. White (eds), 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, 472pp
- Resh, V.H., A.E. Brown, A.P. Covich, M.E. Gurtz, H.W. Li, G.W. Minshall, S.R. Reice, A.L. Sheldon, J.B. Wallace, R.C. Wissmar, 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7:433-455.
- Sagar, P.M., 1986. The effect of floods on the invertebrate fauna of a large, unstable braided river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 20:37-46.
- Shelley, A.J., Maia-Herzog, M., Lowry, C.A., Luna-Dias, A.P.A., Garritano, P.R., Camargo, M., Carter, H.G., 2000. The Simuliidae (Diptera) of the secondary onchocerciasis focus at Minaçu in Central Brazil. *Bulletin of the Natural History Museum London (Ent.)* 69,171-221.

- Stanford, J.A., J.V. Ward, 1983. Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream systems. In: Barnes, J.R. & Minshall, G.W. (eds.): Stream Ecology: application and testing of general ecology theory. Plenum Press, New York, pp. 265-278.
- Stefan, A.W., 1965. Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fließgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. *Biosoziologie*: 65-110.

Distribuição de simúlídeos em rios do Cerrado (Tocantins, Brasil): Preferências de microhabitats como forma de coexistência local

---

**Resumo.** Neste capítulo são descritos os fatores abióticos que afetam a distribuição de simúlídeos em uma escala de microhabitat, ao invés da escala regional que é usualmente abordada na literatura neotropical. As larvas de simúlídeos foram coletadas no rio Tocantins e em três rios tributários, durante seis campanhas bimestrais de outubro de 2004 a agosto de 2005. Em cada sítio, foram amostrados quinze quadrats aleatórios de 30 cm X 30 cm em cada campanha, e a velocidade média, tipo predominante de substrato (Rochoso, folhço de correnteza ou vegetação ripária) e profundidade foram determinados para cada quadrat. A análise de correspondências canônica foi utilizada para identificar associações gerais das espécies ao microhabitat, e a análise de correspondências destendenciada e simples foram utilizadas para ordenar as espécies pelo gradiente de velocidade de correnteza. A maior parte das espécies apresentou uma tendência a associação com o folhço de correnteza, exceto por *Simulium nigrimanum* e *Simulium cuasiexiguum*, a primeira associada ao substrato rochoso, e a última associada a vegetação ripária. A DCA apresentou um padrão bem definido, com as espécies distribuídas em três grupos, cada qual associado a uma diferente faixa de velocidade de correnteza. As análises de correspondências demonstraram que as espécies apresentavam diferentes associações de velocidade de correnteza entre os sítios, indicando que diferentes pressões competitivas poderiam estar resultando em diferentes nichos realizados.

**Abstract.** In this chapter, we describe the abiotic factors affecting the distribution of blackflies at a microhabitat scale, rather than the regional scale usually described in the literature on the Neotropics. Blackfly larvae were sampled from the Tocantins river and three tributaries, during six bi-monthly sampling periods from October 2004 through August 2005. At each sampling site, fifteen random quadrats (30 X 30 cm) were sampled each period, and mean water velocity predominant substrate type (Rocks, Riffle Litter, or Riparian Vegetation), and depth were determined for each quadrat. We used Canonical Correspondence Analysis to identify general microhabitat associations and Detrended and regular Correspondence Analysis for the water current velocity

gradient. Most species showed a trend towards riffle litter, except for *Simulium nigrimanum* and *Simulium cuasiexiguum*, the first associated to rocky substrates, and the latter, associated to the riparian vegetation. The DCA showed a well defined pattern, with three distinct groups, associated to different water current velocity ranges. The correspondence analyses revealed that the species showed different speed associations from one site to another, suggesting different competitive pressures resulting in different realized niches.

## **Introdução**

Em 2002, Hamada *et al.* apontaram a relativa escassez de estudos ecológicos da fauna de simúlídeos da região Neotropical. Além do reduzido número de estudos, a maior parte da literatura neste assunto está restrita a algumas poucas áreas geográficas. No caso específico do Brasil, um grande número de biomas carecem de estudos ecológicos de suas respectivas simuliofaunas, uma vez que a maior parte dos estudos se concentra na Amazonia (Hamada 1999, 2002; Gorayeb 1978, Py-Daniel), e na Mata Atlântica do Sudeste (Araújo-Coutinho 1999; Figueiró 2006, 2008; Pepinelli 2005) e Sul (Dellome 1991, Strieder 2004). Outra questão levantada em Hamada *et al.*, 2002 é que a maior parte dos estudos de simúlídeos neotropicais são focados em populações (Araújo-Coutinho *et al.*, 1999, Hamada *et al.*, 1993, 1999), e poucos abordam a comunidade de Simuliidae. Nos últimos anos alguns estudos sobre ecologia de comunidades de simúlídeos foram realizados na região neotropical (Hamada *et al.*, 2002, McCreddie *et al.*, 2004, Pepinelli *et al.*, 2005, Figueiró *et al.*, 2006, 2008), entretanto, contribuições para este campo em particular da ecologia de Simuliidae neotropicais continuam bastante escassas.

Os simúlideos são um dos principais componentes do bentos de sistemas lóticos, sendo importantes em um nível ecossistêmico como recurso para predadores e como elo trófico. Como estes organismos capturam pequenas partículas orgânicas, e apresentam baixa eficiência digestiva, as pelotas fecais excretadas por eles tornam esta matéria orgânica agora formada por partículas maiores, disponível para outros organismos incapazes de se alimentar de partículas menores (Wotton *et al.*, 1998). Seus padrões de distribuição podem ser explicados por fatores bióticos tais como relações tróficas (Cummins *et al.*, 1966, McIntosh and Townsend 1996), competição (Hemphill 1988, 1991; Hart 1986, 1987; Dudley *et al.*, 1990) e disponibilidade de alimento (Ulfstrand 1967, Colbo and Porter 1978), e fatores abióticos, tais como o tipo de substrato (Lake and Burger 1983, Corkum and Currie 1987, Ciborowski *et al.*, 1990, Kuvangkadilok *et al.*, 1999, Halgos *et al.*, 2000 and Bernotiene 2006), velocidade da correnteza (Roberts and Okafor 1987, Malmqvist and Sackmann 1996, Santos-Jr *et al.*, 2007, Figueiró *et al.*, 2008), e temperatura da água (Hynes 1970).

O presente estudo representa uma das primeiras contribuições para o conhecimento da ecologia das espécies de simúlideos do Cerrado. Embora fatores bióticos provavelmente influenciem a estrutura de comunidades em sistemas lóticos, os fatores abióticos provavelmente desempenham um papel dominante na definição das assembléias de espécies (Allan 1995). Desta forma, o objetivo principal deste estudo é descrever como os fatores abióticos afetam a distribuição de simúlideos em uma escala de microhabitat.

## Material e métodos

Primeiramente, para evitar ruído do processo de coleta, o número de espécies identificadas foi correlacionado com o, número de larvas amostradas por sítio em cada campanha, seguindo Hamada *et al.*, (2002). Em seguida, para testar a hipótese nula de co-ocorrência aleatória, foi empregado o software ECOSIM (Gotelli & Entsminger 2009), para criar modelos nulos, primeiro para co-ocorrência, no qual foi empregado o índice C-score (Stone & Robert 1990) com somas fixas por linha e coluna, e então, para sobreposição de nicho. Para a avaliação da sobreposição de nicho, utilizamos a velocidade da correnteza como dimensão do nicho, e os parâmetros da simulação foram: estados de recursos equiprovável, largura de nicho relaxada, zeros mantidos. A métrica utilizada foi o índice de Pianka.

A relação entre a riqueza de espécies e diversidade local de simúlídeos (índice de Shannon) com a variação da velocidade de correnteza em um sítio (Figueiró *et al.*, 2008), em cada campanha, e com a amplitude da variação de velocidade de correnteza (a diferença entre a velocidade mais alta e a velocidade mais baixa encontrada em um dado sítio) foi testada utilizando-se de regressões lineares. A riqueza de espécies e o índice de Shannon também foram calculados para as amostras de cada quadrat, e então, com esses valores, a diversidade e riqueza de espécies foram calculadas para cada velocidade de correnteza.

Como o objetivo era descrever as associações apresentadas pelas espécies em relação ao microhabitat, foram aplicados métodos estatísticos que assumem uma distribuição modal, para determinar as condições ótimas para cada espécie. Para determinar os padrões gerais de associação ao

microhabitat, foi feita uma Análise de Correspondências Canônica (CCA) (Ter Braak 1986). Para testar a significância de cada variável ambiental utilizada no modelo da CCA, foram conduzidas 5000 permutações de Monte Carlo para cada uma delas (somente variáveis com  $p < 0.05$  foram utilizadas no modelo). Como a velocidade da água tem sido evidenciada como a dimensão de nicho mais importante para simúlideos (Malmqvist & Sackmann 1996, Hart & Merz 1998, Palmer & Craig 2000), optou-se por analisar este parâmetro separadamente. Foi aplicada uma Análise de Correspondências Destendenciada (DCA) (Hill and Gauch 1980) para os dados agrupados, com o objetivo de estimar as preferências de velocidade, e Análises de Correspondências simples para os dados de cada sítio, para determinar as associações locais. Nestas análises, os dados foram separados em classes de velocidade da água.

## **Resultados**

O modelo nulo de co-ocorrência teve o índice observado significativamente acima do valor da média dos índices simulados. Já no modelo nulo para sobreposição de nicho, a sobreposição média de nicho foi significativamente abaixo da média dos índices simulados (Figura 15a-b). Assim, foi considerado que os padrões de distribuição observados não eram aleatórios.

As regressões lineares foram significativas, indicando uma tendência de ocorrência de comunidades mais diversas e ricas em espécies em rios com maior amplitude de variação de velocidade da correnteza (Figura 16).

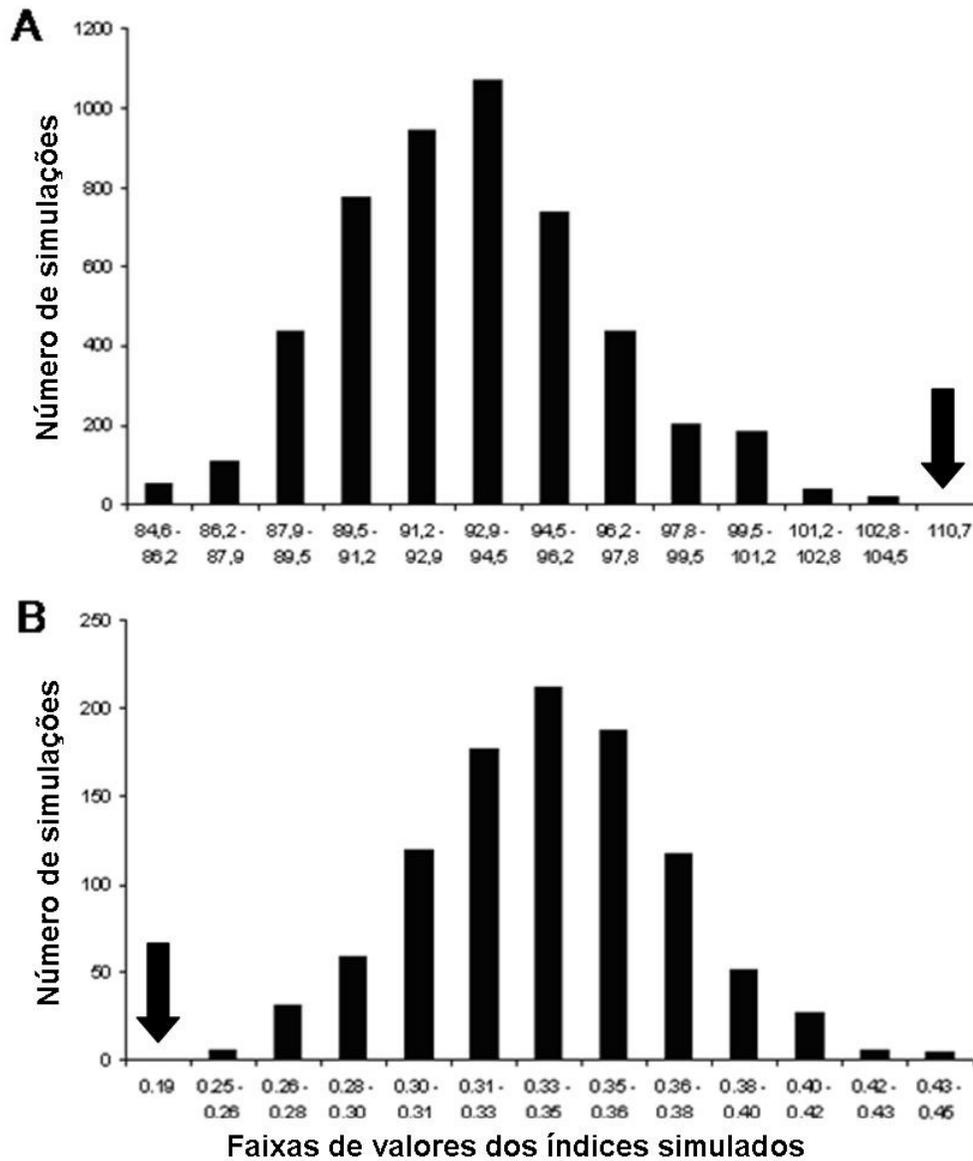


Figura 15: Modelos nulos para (A) Co-ocorrência [ Índice observado = 110,71, Média dos índices simulados = 92,87, Variância dos índices simulados = 9,55,  $p(\text{observado} \leq \text{esperado}) = 1.00$ ,  $p(\text{observado} \geq \text{esperado}) = 0.00$ ], e (B) Sobreposição de nicho [Média observada = 0.197, Média dos índices simulados = 0.345, Variância dos índices simulados = 0.001,  $p(\text{observado} \leq \text{esperado}) = 0.000$ ,  $p(\text{observado} \geq \text{esperado}) = 1.000$ ]. As setas indicam os valores observados em relação aos valores dos índices simulados.

A riqueza média de espécies das assembléias no gradiente de velocidade da correnteza teve uma distribuição unimodal, com riquezas mais altas observadas entre 0.88 m.s<sup>-1</sup> e 1.17 m.s<sup>-1</sup>. No entanto, a diversidade média das assembléias contidas nas manchas ( ou seja, considerando-se cada quadrat amostrado uma assembléia ) ao longo do gradiente de velocidade da correnteza mostrou uma distribuição bimodal, com picos de diversidade em 0.76 m.s<sup>-1</sup> e 1.17 m.s<sup>-1</sup> (Figura 17).

A análise de correspondências canônica (Figura 18) demonstrou que o folhíço de correnteza era o tipo mais freqüente de substrato para todas as espécies, exceto *Simulium nigrimanum*, que se mostrou associada a substrato rochoso, e *S.cuasiexiguum*, que mostrou forte associação à vegetação ripária. Esta análise mostrou uma tendência geral das larvas ocorrerem no meio dos rios, e não nas suas margens, com a exceção de *Simulium nigrimanum* e *Simulium cuasiexiguum*.

A análise de correspondências destendenciada (Figura 19) mostrou as espécies agrupadas em três faixas de velocidade distintas: Na faixa entre 0,19 e 0,88 m.s<sup>-1</sup>, tivemos *Simulium guianense*, *Simulium minusculum*, *Simulium perflavum* e *Simulium subnigrum*; na faixa entre 0,99 m.s<sup>-1</sup> e 1,32 m.s<sup>-1</sup>, tivemos *Simulium inaequalium* e *Simulium cuasiexiguum*, e na faixa entre 1,4 m.s<sup>-1</sup> e 1,8 m.s<sup>-1</sup>, tivemos *Simulium pertinax / laneportoi*, *Simulium subpallidum*, *Simulium incrustatum* e *Simulium nigrimanum*.

As análises de correspondências aplicadas para cada sítio demonstraram que as associações às velocidades de correnteza para cada espécie variaram entre os sítios (Figura 20, tabela 2)

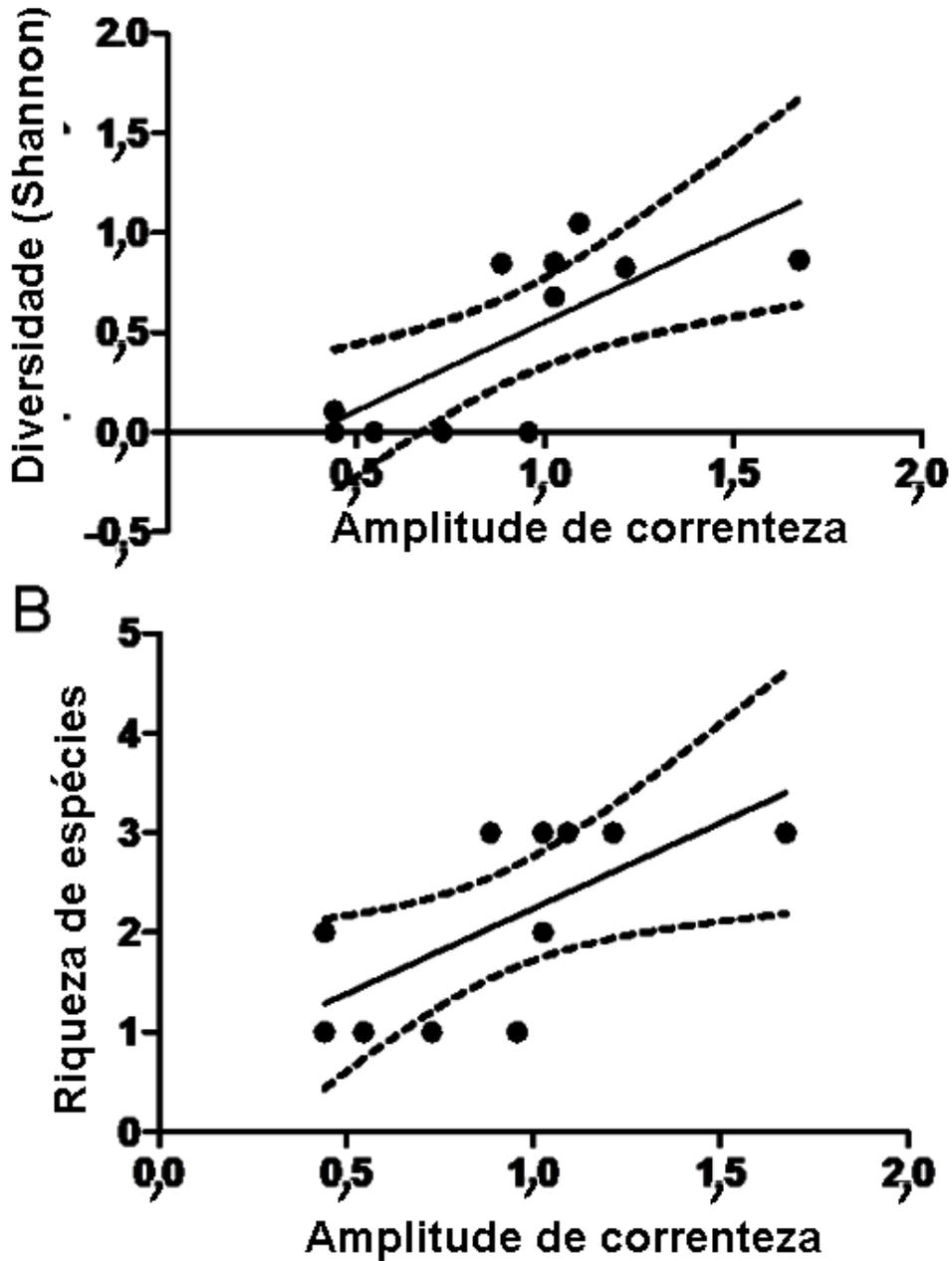


Figura 16: Regressões lineares para (A) Diversidade ( $F=10.74$ ,  $P=0.0096$ ,  $R^2=0.5440$ ,  $DF=9$ ,  $F=10.74$ ) e (B) Riqueza de espécies ( $F=7.185$ ,  $P=0.0252$ ,  $R^2=0.4439$ ,  $DF=9$ ,  $F=7.185$ ), em relação às amplitudes de variação da correnteza. Linhas pontilhadas indicam intervalo de confiança de 95%.

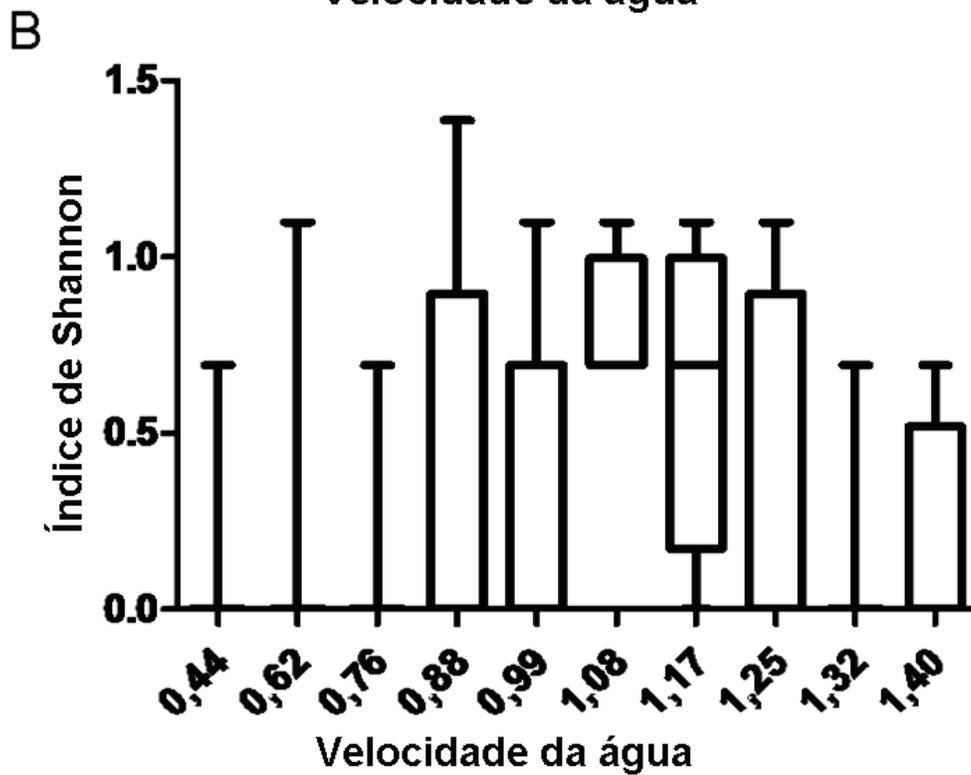
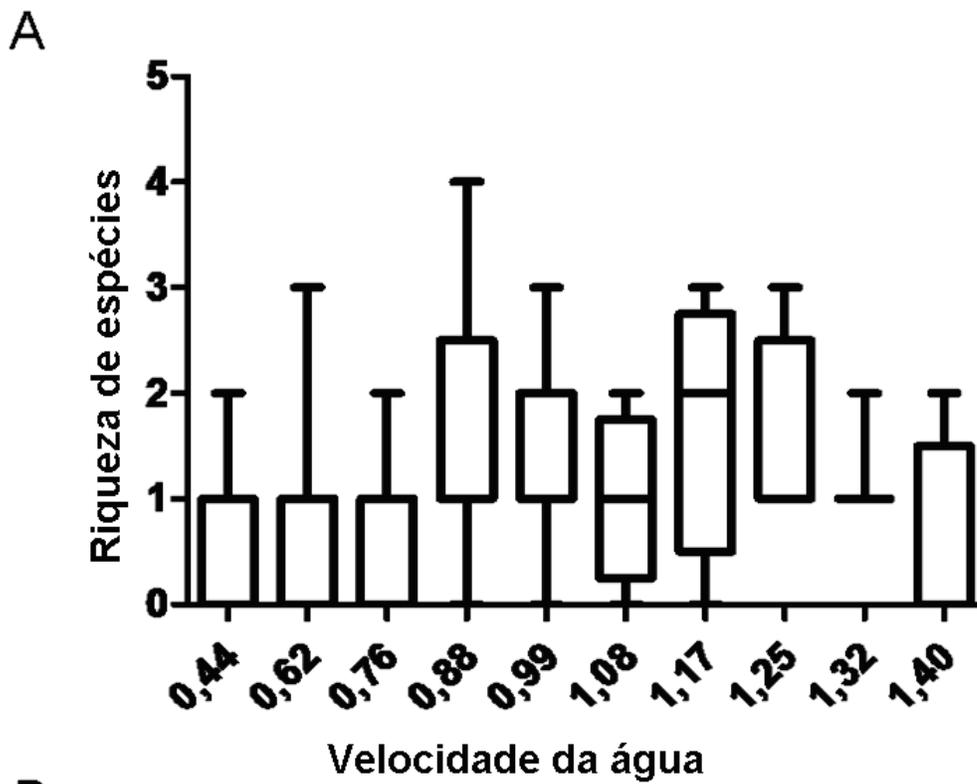


Figura 17: Valores para (A) Riqueza de espécies e (B) Diversidade das assembléias de simúlideos no gradiente de velocidade da correnteza.

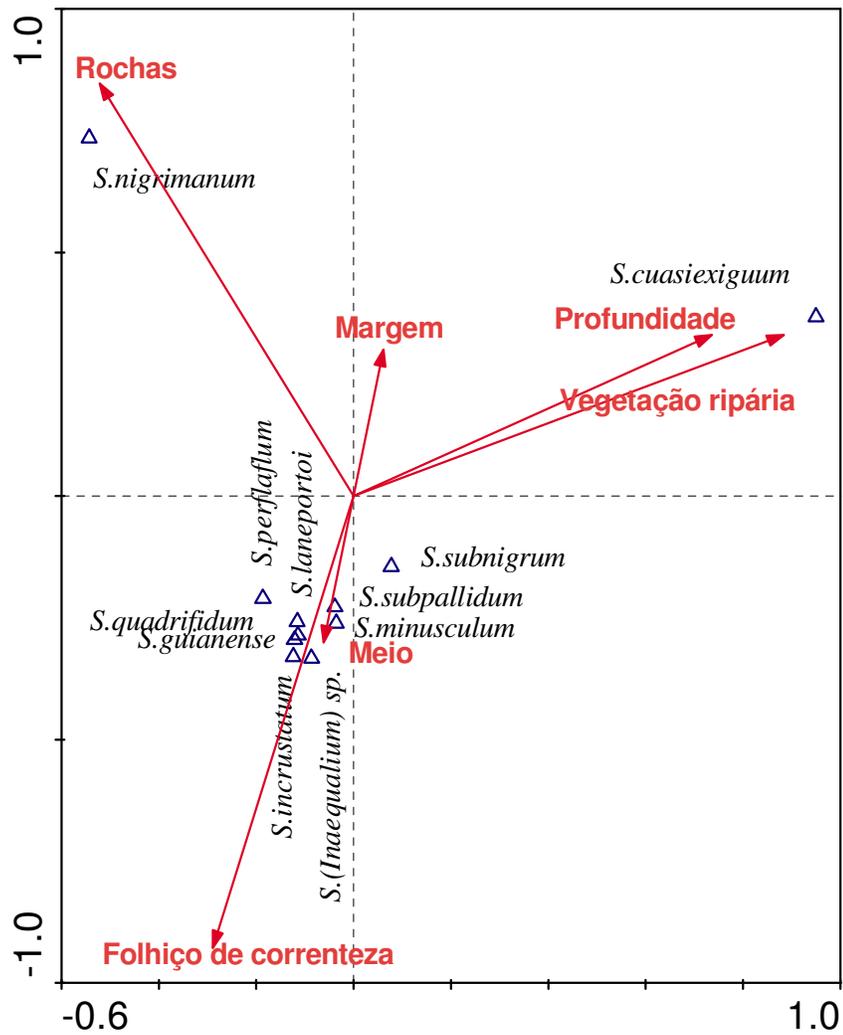


Figura 18: Análise de correspondências canônica (CCA) para a distribuição de espécies de simúlídeos em relação a características do microhabitat.

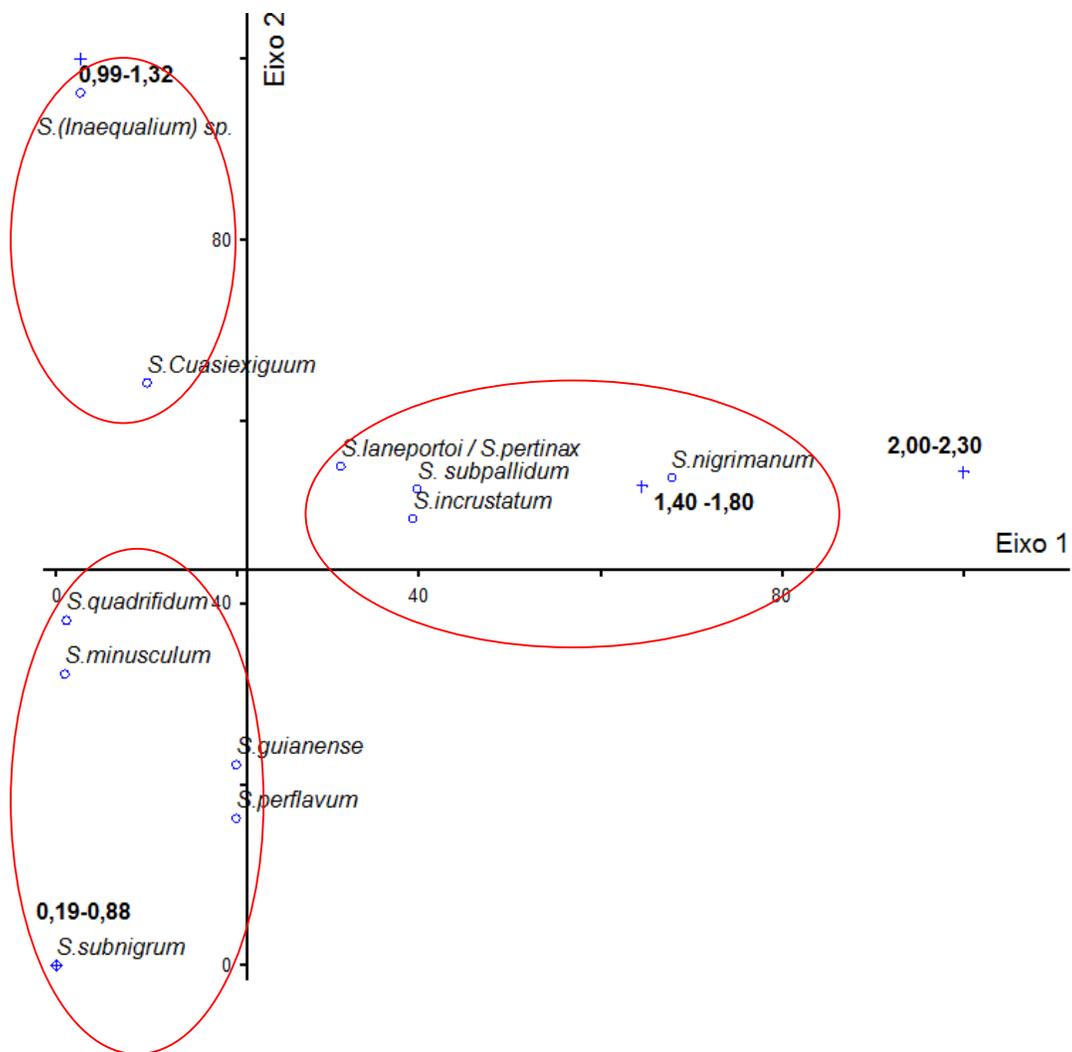


Figura 19: Análise de correspondências destendenciada demonstrando padrões gerais de associação de espécies de simulídeos às classes de velocidade de correnteza.

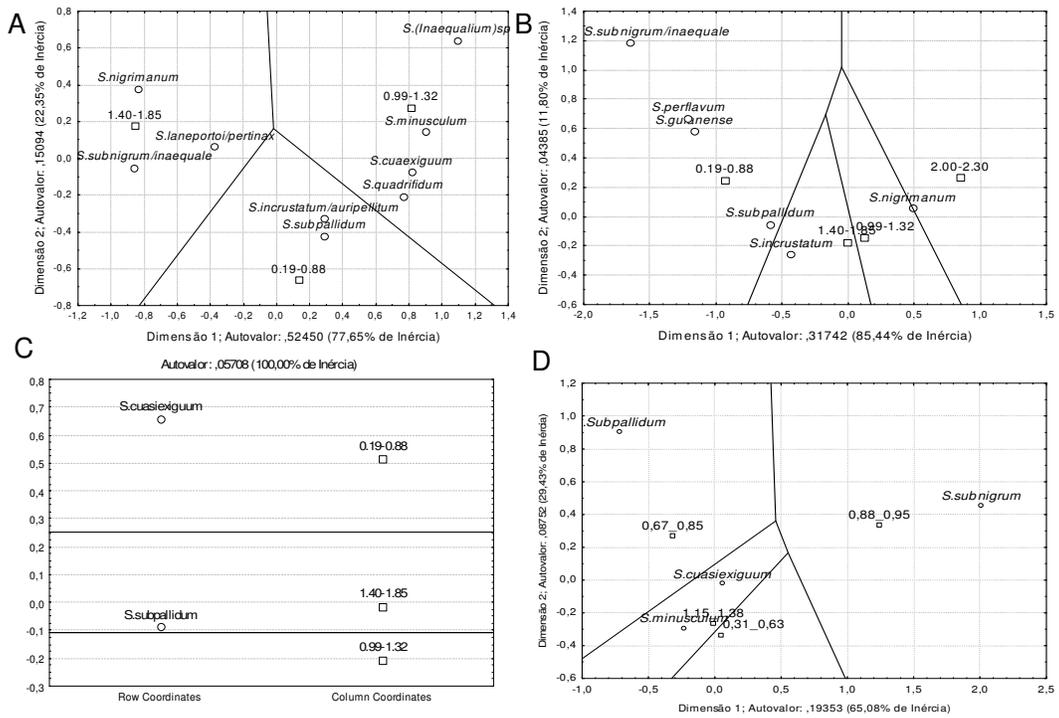


Figura 20: Análises de correspondências mostrando associações a velocidade de correnteza das espécies nos diferentes sítios: (A) Piabanha, (B) Córrego do Mato, (C) Ribeirão do Lages e (D) Tocantins

Tabela 2: Associações de velocidade das espécies de simúldeos nos quatro sítios.

	0,19 m.s <sup>-1</sup> a 0,88 m.s <sup>-1</sup>	0,99 m.s <sup>-1</sup> a 1,32 m.s <sup>-1</sup>	1,4 m.s <sup>-1</sup> a 1,85 m.s <sup>-1</sup>
Córrego Piabanha	<i>S. incrustatum</i> <i>S. subpallidum</i>	<i>S. (Inaequalium) sp.</i> <i>S. minusculum</i> <i>S. cuasiexiguum</i> <i>S. quadrifidum</i>	<i>S. nigrimanum</i> <i>S. pertinax/laneportoi</i> <i>S. subnigrum</i>
Córrego do mato	<i>S. subnigrum</i> <i>S. perflavum</i> <i>S. guianense</i> <i>S. subpallidum</i>	<i>S. nigrimanum</i>	<i>S. incrustatum</i>
Ribeirão do Lages	<i>S. cuasiexiguum</i>		<i>S. subpallidum</i>
Rio Tocantins	<i>S. subpallidum</i>	<i>S. subnigrum</i>	<i>S. cuasiexiguum</i> <i>S. minusculum</i>

## Discussão

Embora vários estudos se baseiem nos padrões distribucionais de macroinvertebrados para inferir suas preferências de microhabitat, tais como Roberts & Okafor (1987), Morin & Peters (1988), Horne *et al.*, (1992) e Scheder & Waringer (2002), dentre outros, esta premissa pode gerar controvérsia. Fonseca & Hart (2001) sugeriram que insetos de ambientes lóticos, tais como Simuliidae, podem ter sua habilidade de alcançar os microhabitats preferenciais fortemente limitados pelas suas restrições na dispersão associadas à fixação de larvas em deriva, o que significa que os padrões observados poderiam ser mais influenciados pelo acaso do que representar preferências reais de habitat.

Entretanto, os modelos nulos de co-ocorrência indicam que as assembléias desse estudo não são aleatórias. Como foi empregada uma métrica que mede a tendência das espécies de não ocorrerem juntas, seria esperado que em uma comunidade estruturada pela competição fosse registrado um valor maior do que o esperado em uma comunidade formada aleatoriamente, como foi observado neste estudo.

Schoener (1974) sugeriu que as sobreposições de nicho observadas na natureza deveriam ser menores do que as esperadas pelo acaso: uma sobreposição de nicho significativamente pequena implica em competição interespecífica e partição de recursos (Gotelli & Graves 1996), o que também foi observado no modelo nulo de sobreposição de nicho construído.

Desta forma, os resultados das simulações realizadas no presente estudo são consistentes com a hipótese que os padrões encontrados não são

aleatórios, e que as estruturas das assembléias encontradas podem ser consequência de competição e partição de recursos.

O padrão observado de relação positiva entre a riqueza e diversidade locais com a amplitude de variação na correnteza possivelmente é aplicável não somente à família Simuliidae, mas também a outros insetos filtradores.

Alguns estudos demonstram a associação de várias espécies de simúlideos neotropicais ao folhiço de correnteza (Shelley *et al.*, 2000, Figueiró *et al.*, 2006). A associação de *Simulium nigrimanum* a substratos rochosos também já foi descrita por Shelley *et al.* (2000). *Simulium cuasiexiguum* provavelmente se mostrou associado à vegetação ripária devido a esta ser comum no rio Tocantins, e neste sítio as manchas de vegetação ripária submersa constituírem os únicos microhabitats apropriados para imaturos de Simuliidae.

As análises de correspondências revelaram que uma mesma espécie pode mostrar variação entre suas associações à velocidade da correnteza entre sítios, provavelmente devido às diferenças entre as assembléias de cada área. Desta forma, diferentes pressões competitivas devem resultar em diferentes nichos realizados. Um indício que ampara esta hipótese é observarmos que na presença de *S.nigrimanum*, esta tende a ocupar velocidades entre 0.99 e 1.85 m. s<sup>-1</sup>, enquanto *S.subpallidum* ocupa a faixa entre 0.19 e 0.88 m.s<sup>-1</sup>, mas que na ausência da primeira e de outras espécies, *S.subpallidum* ocupa uma faixa de velocidade mais alta.

A variação da riqueza de espécies observada ao longo do gradiente de correnteza indica que velocidades intermediárias suportam assembléia mais rica de espécies, com um padrão unimodal que pode indicar que as

velocidades intermediárias abriguem não somente às espécies associadas a estas velocidades, mas também às velocidades mais extremas, talvez por nessas velocidades se encontrarem os limites das distribuições das espécies associadas a velocidades mais elevadas e mais baixas, resultando numa zona de maior riqueza e diversidade, como ocorre em ecótonos.

### **Referências bibliográficas**

- Allan J. D. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, New York.
- Araújo-Coutinho, C.J.P.C., Mello, R.P., Freire, N.M.S., 1999. The influence of physical and chemical factors of breeding sites on immature forms of *Simulium pertinax* Kollar, 1832 (Diptera: Simuliidae) in the Municipality of Paraty, RJ, Brazil. *Entomologia y Vectores* 4, 3-22.
- Bernotienė R. (ed.) (2006) New and Rare for Lithuania Insect Species. *Records and Descriptions* 18: 159.
- Ciborowski, J.J., Adler, and P.H., 1990. Ecological segregation of larval black flies (Diptera: Simuliidae) in northern Saskatchewan, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 2113-2122
- Colbo, M.H., Porter, G.N., 79. Effects of the food supply on the life history of Simuliidae (Diptera). *Canadian Journal of Zoology* 57, 301-306
- Corkum, L.D., Currie, D.C., 1987. Distributional patterns of immature simuliidae (Diptera) in northwestern North America. *Freshwater Biology*, 17, 201-221.
- Coscarón, S., 1983. Notas sobre simulidos neotropicales XII las especies de *Simulium* "Grupo Amazonicum" de Argentina, sur de Brasil y Paraguay

- (Simuliidae, Diptera). *Revista de la sociedad entomológica Argentina*, 42: 89-99.
- Coscarón, S., Coscarón-Arias, C.L., 2000. Los simúlidos (Diptera-Insecta) del río Paraná en el área próxima a la ciudad de Corrientes (Argentina): Dinámica Poblacional de los Estados Inmaduros. *Facena* 15, 25-37.
- Cummins, R.W., Coffman, W.P., Roff, P.A., 1966. Trophic relationships in a small woodland stream. *Verh. Int. ver. Limnol.* 16, 627-638.
- Dellome-Filho, J., 1991. Simuliofauna do Rio Marumbi (Morretes, Paraná, Brasil). I. Coleta e Criação; Dados Meteorológicos e Físico-químicos do Criadouro; Adultos (Diptera, Simuliidae). *Acta Biologica Paranaense*, 20:145-156.
- Dudley, T.L., D'Antonio, C.M., Cooper, S.D., 1990. Mechanisms and consequences of interspecific competition between two stream insects. *Journal of Animal Ecology*, 59: 849-866.
- Figueiró, R., Araújo-Coutinho, C.J.P.C., Gil-Azevedo, L.H., Nascimento, E.S., Monteiro, R.F., 2006. Spatial and temporal distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Itatiaia National Park, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35:542-550.
- Figueiró, R., Nascimento, E.S., Gil-Azevedo, L.H., Maia-Herzog, M., Monteiro, R.F., 2008. Local distribution of blackfly (Diptera, Simuliidae) larvae in two adjacent streams: the role of water current velocity in the diversity of blackfly larvae. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52: 452-454
- Fonseca, D.M., Hart, D.D., 2001. Colonization history masks habitat preferences in local distributions of stream insects. *Ecology*, 82: 2897–2910

- Gorayeb, I.S., Pinger, R.R., 1978. Detecção de predadores naturais das larvas de *Simulium fulvotum* Cerq. e Mello, 1968 (Diptera, Nematocera). *Acta Amazonica*, 8: 629-637.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R., 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2009. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Halgos, J., Illéssová, D., Krno, I., 2001. The effect of some ecological factors on longitudinal patterns of black fly community structure (Diptera, Simuliidae) in a foothill stream. *Biologia, Bratislava*, 56: 513-523.
- Hamada, N., 1993. Abundância de larvas de *Simulium goeldii* (Diptera: Simuliidae) e caracterização do seu habitat em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi. Zoologia*, 9:203-218.
- Hamada, N., McCreadie, J.W., 1999. Environmental factors associated with the distribution of *Simulium perflavum* (Diptera: Simuliidae) among streams in Brazilian Amazonia. *Hydrobiologia*, 397:71-78.
- Hamada, N., McCreadie, J.W., Adler, P.H., 2002. Species richness and spatial distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in streams of Central Amazonia, Brazil. *Freshwater Biology*, 47: 31-40.
- Hansford, R.G., 1978. Life-history and distribution of *Simulium austeni* (Diptera: Simuliidae) in relation to phytoplankton in some southern English rivers. *Freshwater Biology*, 8: 521-531.

- Hart, D.D., 1986. The adaptive significance of territoriality in filter-feeding larval blackflies (Diptera: Simuliidae). *Oikos*, 46: 88-92.
- Hart, D.D., 1987. Experimental studies of exploitative competition in a grazing stream insect. *Oecologia (Berlin)*, 73:41–47.
- Hart, D. D., Merz, R.A., 1998. Predator-prey interactions in a benthic stream community: a field test of flow-mediated refuges. *Oecologia*, 114: 263–273.
- Hemphill N., 1988. Competition between two dwelling filter-feeders, *Hydropsyche oslari* and *Simulium virgatum*. *Oecologia*, 77: 73-80.
- Hemphill N., 1991. Disturbance and variation in competition between two stream insects. *Ecology*, 72: 864-72.
- Hill, M.O., Gauch Jr., H.G., 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Horne, P., Bennison, G., Davis, J., 1992. The water velocity preferences of *Austrosimulium furiosum* and *Simulium ornatipes* (Diptera: Simuliidae) larvae, and the implications for micro-habitat partitioning. *Hydrobiologia*, 230:31-36.
- Hynes, H.B.N., 1970. *The ecology of running water*. 3<sup>rd</sup> ed, Toronto Press, Toronto, 555p
- Kuvangkadilok, C., Boonkemtong, C. , Phayuhasena, S., 1999. Distribution of the larvae of blackflies (Diptera: Simuliidae) at Doi Inthanon National Park, Northern Thailand. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 30: 328-326.
- Lake, D.J., Burger, J.F., 1983. Larval distribution and succession of outlet-breeding blackflies (Diptera: Simuliidae) in New Hampshire. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2519-253.

- Malmqvist, B., Sackmann, G., 1996. Changing risk of predation for a filter-feeding insect along a current velocity gradient. *Oecologia*, 108: 450-458.
- McCreadie, J.W., Hamada, N., Grillet, M.E., 2004. Spatial-temporal distribution of preimaginal blackflies in Neotropical streams. *Hydrobiologia*, 513: 183-196.
- McCreadie, J.W., Adler, P.H., Hamada, N., 2005. Patterns of species richness for blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Nearctic and Neotropical regions. *Ecological Entomology*, 30: 201-209.
- McIntosh, A.R., Townsend, C.R., 1996. Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish induced changes to grazer behaviour. *Oecologia*, 108:174-181.
- Morin, A., Peters, R.H., 1988. Effect of microhabitat features, seston quality, and periphyton on abundance of overwintering blackfly larvae. *Limnology and Oceanography*, 33: 431-446.
- Palmer, R.W., Craig, D.A., 2000. An ecological classification of primary labral fans of filter-feeding blackfly (Diptera: Simuliidae) larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 199–21.
- Pepinelli, M., Trivinho-Strixino, S., Hamada, N., 2005. Imaturos de Simuliidae (Diptera, Nematocera) e caracterização de seus criadouros no Parque Estadual Intervales, SP, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 527-530
- Roberts, D.M., Okafor, B.C., 1987. Microdistribution of immature African blackflies resulting from water velocity and turbulence preferences. *Medical and Veterinary Entomology*, 1:169-75

- Santos-Jr, J.E., Strieder, M.N., Fiorentin, G.L., Neiss, U.G., 2007. Velocidade da água e a distribuição de larvas e pupas de *Chirostilbia pertinax* (Kollar, 1832) (Diptera: Simuliidae) e macroinvertebrados associados. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51: 62–66.
- Shelley, A.J., Maia-Herzog, M., Lowry, C.A., Luna-Dias, A.P.A., Garritano, P.R., Camargo, M., Carter, H.G., 2000. The Simuliidae (Diptera) of the secondary onchocerciasis focus at Minaçu in Central Brazil. *Bulletin of the Natural History Museum Lond. (Ent.)*, 69: 171-221.
- Scheder, C., Waringer, J., 2002. Distribution patterns and habitat characterization of Simuliidae (Insecta: Diptera) in a low-order sandstone stream (Weidlinbach, Lower Austria). *Limnologica*, 32: 236-247.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39
- Stone, L., Roberts, A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85: 74-79.
- Strieder, M.N., 2004. Espécies de Simulídeos (Diptera, Nematocera, Simuliidae) no Rio Grande do Sul, Brasil: Distribuição Geográfica. *Entomología y Vectores*, 11: 113-143
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector. technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179
- Ulfstrand, S., 1967. Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Diptera: Simuliidae) in Lapland streams. *Oikos* 18, 293-310
- Wilm, H.G., Storey, H.C., 1944. Velocity-head rod calibrated for measuring streamflow. *Civil Engineer*, 14:475–476

Wotton, R. S., 1992. Feeding by blackfly larvae (Diptera:Simuliidae) forming dense aggregations at lake outlets. *Freshwater Biology*, 27: 139–149.

Wotton, R.S., Malmqvist, B., Muotka, T., Larsson, K.,1998. Fecal Pellets from a dense aggregation of suspension-feeders in a stream: an example of ecosystem engineering. *Limnology and Oceanography*, 43: 719-725.

Adaptações morfológicas como mecanismo de partilhamento de nicho e coexistência local em larvas de *Simulium subpallidum* e *Simulium nigrimanum*

---

**Abstract.** In this chapter, the overall morphological differences between *Simulium subpallidum* and *Simulium nigrimanum*, the two most abundant species in this study are approached. Several studies found in the literature point to a relationship between the labral fans and body size and the habitat where blackfly larvae occur, however, other characters potentially related to the microhabitat, such as abdominal hook circlet morphology, which is used for larvae to fix themselves in the substratum and thoracic prolegs morphology, which help larvae move in the substratum. Thus, in this chapter the labral fan morphology and these three previously mentioned characters, which usually are not approached in literature, are analysed in three different populations of *S.subpallidum*, one of which was revealed in the previous chapter to occupy a faster flow, and a population of *S.nigrimanum*. The results suggest phenotypic plasticity in *S.subpallidum*, and a tendency toward bigger structures in faster flows.

**Resumo.** Neste capítulo são analisadas algumas diferenças morfológicas entre as larvas de *Simulium subpallidum* e *Simulium nigrimanum*, as duas espécies mais abundantes neste estudo. Na literatura, diversos estudos apontam para uma relação entre a estrutura dos pentes cefálicos e do tamanho do corpo com o habitat ocupado pelas espécies. Entretanto, outras duas peças antômicas das larvas, o disco anal, utilizado para a fixação ao substrato e a pró-pata, que auxilia na locomoção pelo substrato são potencialmente relacionados ao microhabitat ocupado pelas larvas. Desta forma, neste capítulo são analisados os pentes cefálicos e mais três estruturas morfológicas, de três diferentes populações de *S.subpallidum*, onde uma população ocupava sítios com velocidade de correnteza mais elevada, e de uma população de *S. nigrimanum*. Os resultados indicam uma plasticidade fenotípica em *S.subpallidum*, e uma tendência geral a estruturas mais robustas em velocidades mais altas de correnteza.

## Introdução

As larvas de simulídeos são frequentemente consideradas exemplos clássicos de organismos que utilizam a filtração como forma de alimentação (Burgherr *et al.* 2001). Estes organismos usam seus pentes cefálicos para capturar alimento em ambientes lóticos, desempenhando papel de espécies engenheiras para esses sistemas, uma vez que removem partículas finas de matéria orgânica da coluna d'água e excretam pelotas fecais maiores (Wotton *et al.* 1998, Malmqvist *et al.* 2000).

As características fenotípicas da larva estão relacionadas a características do seu microhabitat, como a velocidade da água e a concentração de alimento (Craig & Chance, 1982, Currie & Craig 1987, Malmqvist *et al.* 1999, Zhang & Malmqvist, 1996, 1997, Zhang 2000, Palmer & Craig 2000). Existem espécies de simulídeos que ocorrem apenas em corredeiras de grandes rios, enquanto outras estão restritas a pequenos rios de correnteza mais lenta (Zhang & Malmqvist 1996, Shelley *et al.* 2000, Hamada *et al.* 2002, Figueiró *et al.* 2006).

Alguns estudos sugerem que a escolha do habitat pela larva pode ser diretamente influenciada pela estrutura dos pentes cefálicos (Grenier, 1949; Lewis 1953, Carlsson 1962, Yankovsky 1977, Kurtak 1978). As espécies de velocidades mais altas de correnteza tendem a possuir pentes cefálicos pequenos, com filamentos mais robustos, enquanto que as espécies que ocorrem em velocidades mais baixas de correnteza tendem a ter pentes cefálicos maiores com raios mais delicados (Zhang & Malmqvist 1996, Malmqvist *et al.* 1999, Palmer & Craig 2000). Há correlação positiva entre o

tamanho do corpo da larva com a taxa de alimentação, temperatura da água e concentração de alimento (Morin *et al.* 1988).

Embora existam vários estudos relacionando a morfologia dos pentes cefálicos com o tamanho do corpo e o tipo de habitat ocupado pela larva, outras peças morfológicas que potencialmente estariam relacionadas com o microhabitat são negligenciados na literatura. Desta forma, o objetivo deste trabalho é testar a hipótese de que outras duas peças antômicas da larva, o disco anal e a pró-pata, que são utilizadas para a fixação ao substrato também estariam, além dos pentes cefálicos e tamanho do corpo, relacionados com o microhabitat. potencialmente relacionadas com a faixa de velocidade de correnteza ocupada pelas larvas destas duas espécies, e testar as seguintes hipóteses:

No capítulo anterior foi observado que a presença de *Simulium subpallidum* ficava restrito a velocidades da água entre 0,19 m.s<sup>-1</sup> a 0,88 m.s<sup>-1</sup>, de *Simulium nigrimanum*, enquanto estava restrito a velocidades entre 0,99 m.s<sup>-1</sup> a 1,32 m.s<sup>-1</sup>, mas que na ausência desta última, *S. subpallidum* ocupava a sua faixa de velocidade, ou mesmo velocidades mais elevadas.

Desta forma, neste capítulo com base na hipótese de o disco anal e a pró-pata estariam relacionados com o microhabitat, foram elaboradas as seguintes questões:

- 1) O diâmetro do disco anal é significativamente maior em larvas que ocorrem em correnteza de água com elevadas velocidades?
- 2) O diâmetro da pró-pata é maior em larvas que ocorrem em correnteza de água com elevadas velocidades?

3) O tamanho do corpo tende a ser maior em larvas que estão expostas a velocidade de correnteza de água maior?

4) As Larvas que ocorrem em correnteza com velocidades mais rápidas, tendem a ter pentes cefálicos menores?.

5) Em uma mesma espécie, populações diferentes podem ter fenótipos diferenciados em resposta a velocidade de correnteza na qual estas populações ocorrem?.

### **Material e métodos**

Foram selecionadas 15 larvas de último ínstar de *S. subpallidum* e *S. nigrimanum*, para cada sítio amostrado, ou seja: Córrego do Mato, Piabanha, Ribeirão do Lages e Tocantins. Como não foi possível reunir larvas de *S. subpallidum* suficientes a partir do sítio de coleta do rio Tocantins, e nem um número suficiente de larvas de *S. nigrimanum* no rio Piabanha, estas amostras não foram incluídas na análise. Desta forma, três populações de *S. subpallidum* foram comparadas entre si nos sítios córrego do Mato, córrego Piabanha e Ribeirão do Lages, e com uma população de *S. nigrimanum* amostrada no córrego do Mato.

As quinze larvas de cada grupo foram separadas e fotografadas em microscópio estereoscópio, para posterior medição através do software analisador de imagens “Image Tool v.3.0” (Fig. 21).

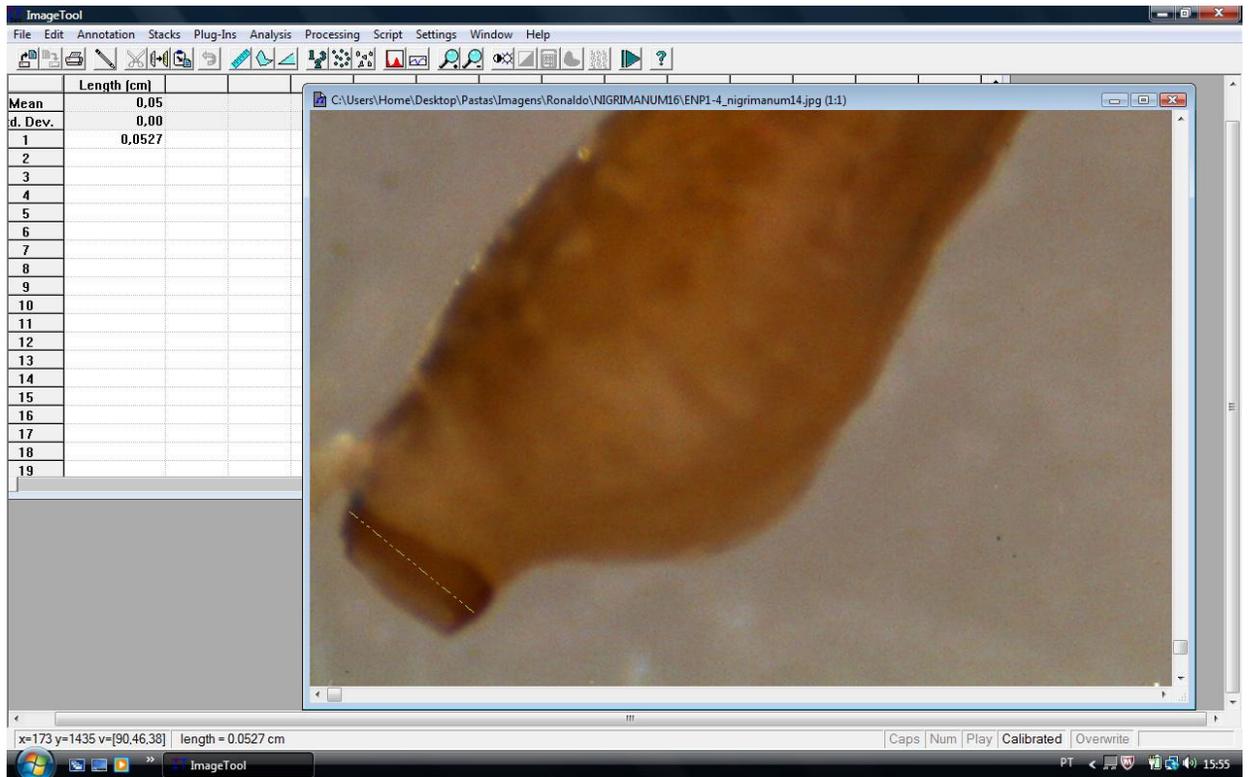


Figura 21: Software Image Tool V.3.0, utilizado para a realização das medidas das estruturas morfológicas das larvas.



Figura 22: Larvas de *Simulium subpallidum* (A) e *Simulium nigrimanum* (B), aumentos de 25X e 16X, respectivamente.



Figura 23: Pente cefálico de *Simulium nigrimanum* montado em lâmina  
(Aumento de 35X)



Figura 24: Disco anal de *Simulium subpallidum*, indicação de como era tomada a medida do diâmetro.



Figura 25: Pró-pata de *Simulium subpallidum*, com seta indicando aonde era medido o diâmetro.

Os pentes cefálicos foram separados e fotografados entre lâmina e lamínula com o intuito de estarem abertos para facilitar sua medida. Cada pente cefálico teve um de seus filamentos centrais medido (Fig. 23).

Os discos anais tiveram seu diâmetro medido, como uma forma de estimar a quantidade de ganchos para fixação das larvas ao substrato presente nos mesmos, uma vez que poderia ser esperado que em correntezas mais altas as larvas apresentassem mais ganchos, ou ganchos maiores para resistirem à correnteza (Fig. 24).

As pró-patas tiveram o diâmetro de sua base medida, como forma de estimar a robustez dessa estrutura, uma vez que seria esperado que em ambientes de correnteza mais forte fossem encontradas pró-patas mais resistentes (Fig. 25).

Os conjuntos de medidas dos caracteres das diferentes populações foram comparados entre si através de anova ou kruskall-Wallis, neste último caso quando o teste de Bartlett indicou diferença significativa entre os desvios padrões.

Os caracteres amostrados foram testados quanto a correlações entre si pelo teste de Spearman, visto que os testes de Kolmogorov-Smirnov apontaram para a não normalidade dos dados agrupados.

## **Resultados**

O tamanho do corpo de *S.nigrimanum* foi significativamente maior que o tamanho de corpo de todas as três populações de *S.subpallidum*. Já a população de *S.subpallidum* do Ribeirão das Lages teve tamanho de corpo

significativamente maior que das demais populações da mesma espécie (Fig. 26).

O diâmetro do disco anal da população de *S.nigrimanum* apresentou diferença significativa para o mesmo caractere de todas as populações de *S.subpallidum*, e nestas populações, por sua vez, este caractere mostrou somente diferença significativa das larvas do Ribeirão das Lages com o restante. Os diâmetros de disco anal de *S.nigrimanum* e de *S.subpallidum* do sítio Ribeirão do Lages foram maiores do que nas demais populações (Fig. 27).

O diâmetro da pró-pata apresentou o mesmo padrão dos caracteres anteriormente citados, com *S.nigrimanum* se diferenciando de todas as populações de *S.subpallidum*, e a população desta última espécie no Ribeirão do Lages se diferenciando significativamente das demais populações da mesma espécie (Fig. 28).

Já o tamanho dos pentes cefálicos de *S.nigrimanum* se mostrou significativamente maior do que o das populações de *S.subpallidum*, enquanto que o tamanho dos pentes cefálicos da população desta última espécie no Ribeirão do Lages se mostrou significativamente menor que os demais (Fig. 29). Os caracteres apresentaram uma correlação positiva entre si (Tabela 3)

Tabela 3: Correlações entre os caracteres morfológicos das larvas de simuliidae medidos (Todos são significativos a  $p < 0,05$ )

	Disco Anal	Comprimento	Pró-pata	Pentes cefálicos
Disco Anal	X	0,907517	0,745671	0,397057
Comprimento	0,907517	X	0,751661	0,414658
Pró-pata	0,745671	0,751661	X	0,425113
Pentes cefálicos	0,397057	0,414658	0,425113	X

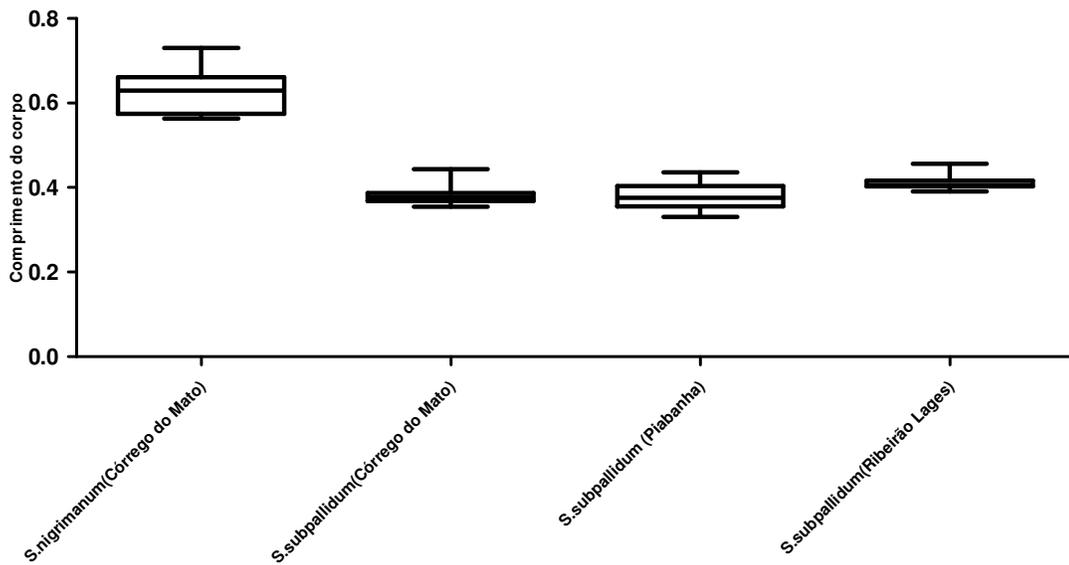


Figura 26: Variação do tamanho do corpo entre as diferentes populações.

Aumentar letra das espécies, colocando nomes dos sítios ao lado

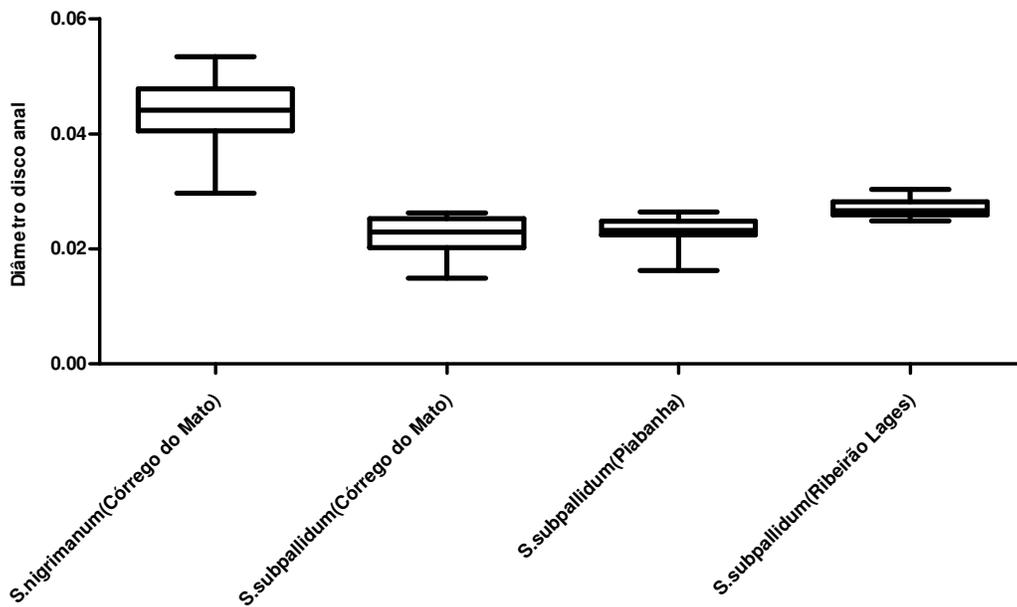


Figura 27: Variações do diâmetro do disco anal entre as populações

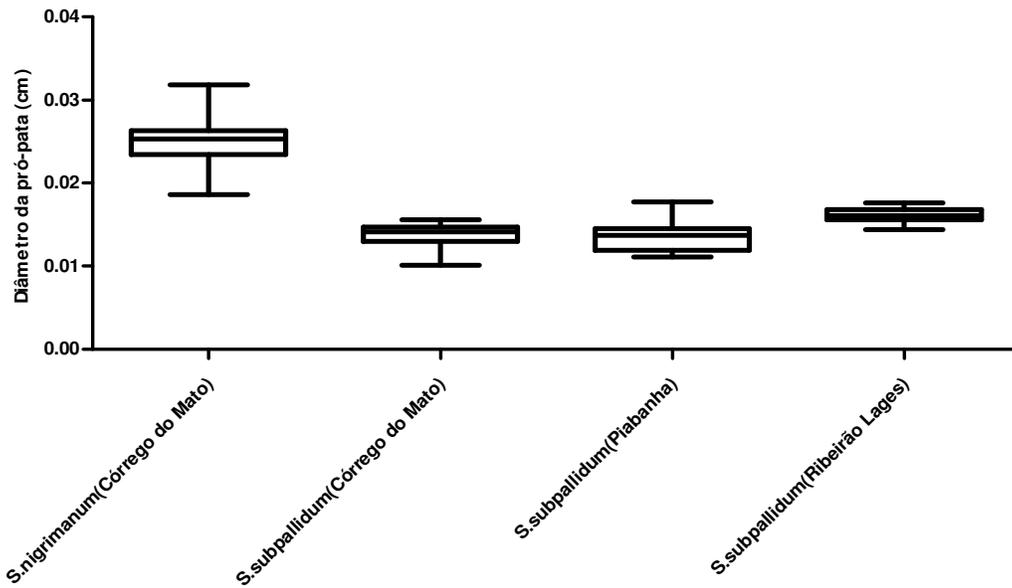


Figura 28: Comparação entre os diâmetros das pró-patas das diferentes populações de simúlideos estudadas.

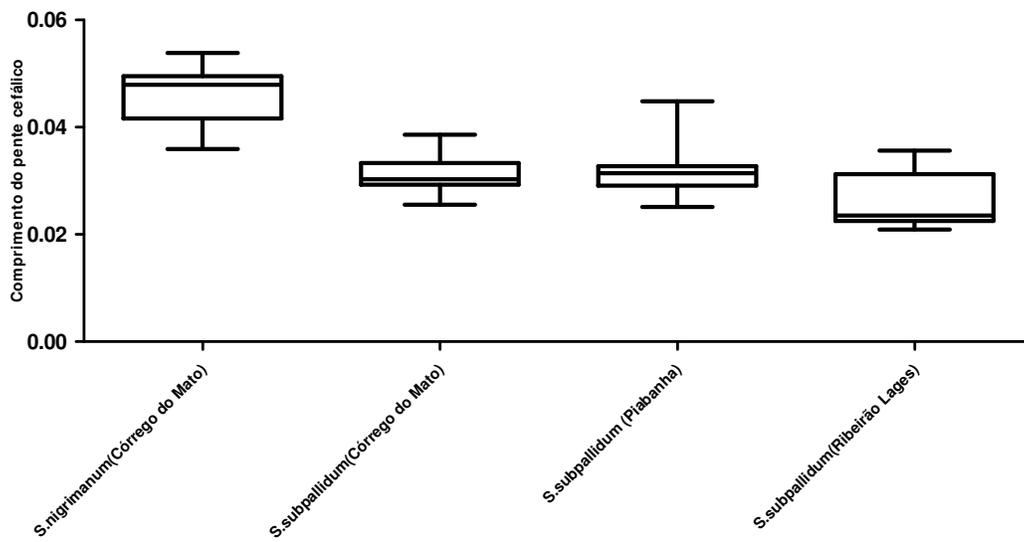


Fig. 29: Variações entre os tamanhos de pentes cefálicos entre as populações

## Discussão

As populações que as análises do capítulo 3 demonstraram estarem associadas a velocidades mais elevadas de correnteza apresentaram maiores tamanhos do corpo e diâmetros de disco anal e pró-pata, corroborando as hipóteses 1, 2 e 3.

A população de *S.subpallidum* do Ribeirão do Lages, a qual se mostrou associada a faixa de correnteza ocupada por *S.nigrimanum* na ausência da mesma neste sítio diferiu significativamente das demais populações da mesma espécie, corroborando a hipótese 4, o que sugere que possa ocorrer um processo de deslocamento de caracteres em *Simulium subpallidum*.

Embora a população de *S.subpallidum* do Ribeirão do Lages tenha apresentado pentes cefálicos significativamente menores que as demais populações da mesma espécie, os pentes cefálicos de *S.nigrimanum* foram significativamente maiores que os das demais populações, provavelmente devido ao maior tamanho das larvas desta espécie.

Devido a esta diferença no tamanho das larvas de *S. nigrimanum*, é possível que se comparássemos populações desta mesma espécie associadas a diferentes faixas de velocidade observássemos o mesmo padrão encontrado em *S. subpallidum*, isto é, embora comparativamente com *S. subpallidum* o tamanho de pente cefálico seja maior, talvez comparado a populações de *S. nigrimanum* associadas a velocidades de correnteza menores, o tamanho médio dos pentes cefálicos da população do presente estudo fosse menor em relação ao destas outras populações. Desta forma, *S. subpallidum* aponta para a corroboração da hipótese pelo questionamento 5. Entretanto, não há dados

suficientes no presente estudo que permitam verificar se este padrão é observado também em *S. nigrimanum*.

Os resultados obtidos apontam para a existência de plasticidade fenotípica entre as larvas de simuliídeos de uma mesma espécie que ocorrem em diferentes habitats neste estudo, possivelmente evidenciando um processo de deslocamento de caracteres que permitiria a coexistência local de espécies que normalmente explorariam nichos muito similares. A correlação entre os caracteres medidos apontam para uma resposta em conjunto destas estruturas morfológicas às condições do habitat ou à competição.

### **Referências bibliográficas**

- Carlsson, G. 1962. Studies on Scandinavian black flies (Fam. Simuliidae Latr.).  
*Opusc. ent. Suppl*, 21: 1-279
- Craig, D. A. and M. M. Chance 1982. Filter feeding in larvae of Simuliidae (Diptera: Culicomorpha): aspects of functional morphology and hydrodynamics. *Canadian Journal of Zoology*, 58:2264–2279
- Currie, D. C. and D. A. Craig. 1987. *Feeding strategies of larval black flies*. In Kim, K. C. and R. W. Merritt, editors. (eds.). Black flies: ecology, population management, and annotated world list pp. 155–170. Pennsylvania State University Press. University Park, PA.
- Figueiró, R.; Araújo-Coutinho, C.J.P.C. ; Gil-Azevedo, L.H. ; Nascimento, E.S.; Monteiro, R.F. 2006. Spatial and temporal distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Itatiaia National Park, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35(4):542-550

- Grenier, P. 1949. Contribution à l'étude biologique des Simuliides de France. *Physiologie Comparée Oecologie*, 1: 165–330
- Kurtak, D.C. 1978. Efficiency of filter feeding of blackfly larvae (Diptera: Simuliidae). *Canadian Journal of Zoology*, 56:1608-1623
- Lewis, D.J. 1953. *Simulium damnosum* and its relation to onchocerciasis in the Anglo. Egyptian Sudan. *Bulletin of Entomological Research*, 43: 597-644.
- Malmqvist, B.; A. Y. Zhang, & P. H. Adler. 1999. Diversity, distribution and larval habitats of North Swedish blackflies (Diptera: Simuliidae). *Freshwater Biology*, 42: 301–314.
- Palmer, R.W. & Craig, D.A. 2000. An ecological classification of primary labral fans of filter-feeding black fly (Diptera: Simuliidae) larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 78(2): 199-21
- Shelley, A.J.; Maia-Herzog, M.A.; Lowry, C.A.; Luna Dias, A.P.A.; Garritano, P.R.; Camargo, M.; Carter, H.G. 2000. The Simuliidae (Diptera) of the secondary onchocerciasis focus at Minaçu in central Brazil. *Bulletin of the Natural History Museum London (Ent.)*, 69 (2): 171-221.
- Zhang, Y. & Malmqvist, B. 1996. Relationships between labral fan morphology, body size and habitat in North Swedish blackfly larvae (Diptera: Simuliidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 59: 261-280
- Zhang, Y. & Malmqvist, B. 1997. Phenotypic plasticity in a suspension-feeding insect, *Simulium lundstromi* (Diptera: Simuliidae), in response to current velocity. *Oikos*, 78: 503-510.
- Zhang, Y. 2000. Effects of fan morphology and habitat on feeding performance of blackfly larvae. *Archiv fur Hydrobiologie*, 149: 365-386.

A ocorrência das espécies de simúlídeos em uma escala regional foi melhor descrita neste presente estudo primariamente pelo tamanho do rio e cobertura vegetal (dois fatores relacionados de forma inversamente proporcional), e secundariamente pelo pH e a temperatura dos rios.

Enquanto estes fatores que atuam em escala regional parecem explicar bem a ocorrência das espécies, a coexistência das mesmas em um mesmo trecho de rio é melhor explicada por fatores que atuam em uma escala local. Os fatores que se mostraram mais importantes atuando nesta escala foram a velocidade, amplitude de variação da correnteza e tipo de substrato.

A distribuição sazonal dos simúlídeos aparentemente foi influenciada principalmente pela pluviosidade: a relação do regime de chuvas com as abundâncias de larvas de simúlídeos apresenta um padrão inverso ao observado na Mata Atlântica, o que pode ser devido a hipótese sugerida no capítulo 2, de que a ausência prolongada de precipitação favoreça sucessões mais longas resultando em comunidades mais diversas.

A morfologia larvar provavelmente tem um papel importante na coexistência de larvas de diferentes espécies de Simuliidae em um mesmo trecho de rio, como sugerem os resultados do capítulo 4, entretanto, a literatura existente aponta para a necessidade de estudos mais aprofundados com maior número de espécies para que os padrões morfológicos possam ser melhor compreendidos.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)