



CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

Tramas alimentares em riachos: efeitos da sazonalidade, sombreamento e recomposição após distúrbio natural

Mônica Ceneviva-Bastos



PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

Biologia
Estrutural

Sistemática
Evolução

DOUTORADO

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
SÃO JOSÉ DO RIO PRETO, SP

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MÔNICA CENEVIVA-BASTOS

Tramas alimentares em riachos: efeitos da sazonalidade, sombreamento e recomposição após distúrbio natural

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Lilian Casatti

Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Virgínia Sanches Uieda

Tese apresentada para a obtenção do título de Doutora em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", campus de São José do Rio Preto, SP

São José do Rio Preto
Fev./2011

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
Campus de São José do Rio Preto - UNESP

Ceneviva-Bastos, Mônica.

Tramas alimentares em riachos: efeitos da sazonalidade,
sombreamento e recomposição após distúrbio natural / Mônica
Ceneviva-Bastos. - São José do Rio Preto: [s.n.], 2011.
113 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Lilian Casatti

Co-orientador: Virgínia Sanches Uieda

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia de água doce. 2. Ecossistemas aquáticos. 3. Cadeias
alimentares (Ecologia). I. Casatti, Lilian. II. Uieda, Virgínia
Sanches. III. Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências, Letras e Ciências Exatas. IV. Título.

CDU – 574.5

BANCA EXAMINADORA:

Prof^a. Dr^a. Lilian Casatti

Prof^a. Dr^a. Katharina Eichbaum Esteves

Prof. Dr. Luiz Antônio Martinelli

Prof^a. Dr^a. Denise de Cerqueira Rossa Feres

Prof. Dr. Pitágoras da Conceição Bispo

SÃO JOSÉ DO RIO PRETO, 15 DE MARÇO DE 2011

“YOU CANNOT STEP TWICE INTO THE SAME RIVER”

ANALOGIA COM RELAÇÃO AO FLUXO DINÂMICO DA
VIDA HUMANA, APRESENTADA PELO FILÓSOFO GREGO
HERACLITUS, HÁ CERCA DE 2.500 ANOS. PARA
ECÓLOGOS DE AMBIENTES DE RIACHOS, ESSA FRASE
REPRESENTA UMA VERDADE LITERAL...
(RESH ET AL., 1988)

Agradecimentos

Agradeço à Profa. Dra. Lilian Casatti pela orientação, pelos ensinamentos, por acreditar no meu trabalho (mesmo com todas as dificuldades e atrasos que surgiram no caminho) e por contribuir com a minha formação, amadurecimento e crescimento profissional. Também agradeço à grande amiga Lilian Casatti, pela amizade, pela força, carinho e conselhos e, principalmente, por todos esses anos de convívio na mesma sala/laboratório, pelos almoços e por trabalhar até tarde, que foram muito produtivos em todos os sentidos.

Agradeço à Profa. Virgínia Uieda pela co-orientação, pela receptividade, pelas dicas e pela paciência em sempre atender às minhas dúvidas, quaisquer fossem.

Agradeço a todos que auxiliaram as identificações taxonômicas: ao Prof. Cláudio G. Froehlich e toda a equipe do laboratório de entomologia da USP de Ribeirão Preto; ao Luís Onofre Irineu de Souza (*in memorian*) pela receptividade e apoio na identificação dos Odonata; às Profas. Virgínia S. Uieda e Maria Stela Castilho Noll, aos Profs. Fernando B. Noll, Luiz H. Z. Branco, Reinaldo Feres e Francisco Langeani; ao Prof. Orlando Necchi Jr pelo auxílio com a identificação das algas, pela prontidão e pela paciência.

Agradeço o Prof. Francisco Langeani e à Profa. Maria Stela Castilho Noll pelas valiosas contribuições durante o exame de qualificação.

Agradeço ao Prof. David Post por me receber em seu laboratório e pelas dicas, e ao Prof. Kirk Winemiller pela receptividade, pelos conselhos, pela ajuda e, principalmente, por acreditar do meu trabalho. Agradeço à Carmen Montaña, à Ursula Souza e ao Fábio Cop pela amizade, pelas dicas e pelas palavras de encorajamento.

Agradeço a todos que me auxiliaram com o trabalho de campo, ao Sr. Benedito pela permissão para realizar o estudo de recolonização em sua propriedade, ao Sr. Paulinho e ao Sr. Luís pelo auxílio na montagem das telas de sombreamento e, novamente, ao Sr. Luís por ceder espaço em sua propriedade para a montagem do experimento e pelo grande auxílio prestado na manutenção das coberturas teladas.

Agradeço, em especial, a todos os colegas de laboratório pelo convívio e pela imensa amizade construída, ao longo desses anos, com muito amor. Agradeço à Cris, minha “herman” e irmã de coração, a primogênita do laboratório, por tudo que passamos juntas, pelo equilíbrio, pelos conselhos e pelas

tantas vezes que foi meu exemplo. Agradeço ao Renato pelas muitas conversas e ideias, pela hiperatividade e por toda a alegria que proporciona. Agradeço ao Camilo pela companhia para todas as horas, inclusive aquelas bastante inusitadas, à Jaque por todas as vezes que me fez sorrir – e foram muitas - e ao Fabrício pelo exemplo, pelos conselhos e conversas. Agradeço ao André e ao Lucas, meus co-orientados, pela amizade, pelas conversas e pelas “des-orientações”, que vieram a ser muito produtivas! Agradeço também aos que já foram há tempo e deixaram enormes saudades, Paulo e Juninho, e aos que chegaram há pouco, Batatais, Mariela e Ângelo: que continuem a carregar com vocês o espírito de amizade e cumplicidade que todos sempre tivemos, mantendo a nossa “casa” um lugar excelente para trabalhar. Agradeço também aos membros sistematistas, do outro setor do laboratório de ictiologia, principalmente ao Kiko e à Fernandinha, pela amizade.

Agradeço à Fundação de amparo à pesquisa do estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro deste trabalho (processo número **06/04937-3**), vinculado ao Projeto Temático “*Fauna e flora de fragmentos florestais remanescentes no noroeste paulista: base para estudos de conservação e biodiversidade*” (processo FAPESP número **04/04820-3**), coordenado pelo Prof. Dr. Orlando Necchi Jr.

Agradeço a todos os meus amigos pelos momentos de descontração em meio a tanto trabalho, pelo apoio e por estarem sempre presentes na minha vida.

Por fim (embora não menos importante), agradeço à minha mãe, ao meu pai, aos meus irmãos e a toda a minha família pelo amor incondicional, força, compreensão e conselhos, e por constituírem as pessoas mais importantes da minha vida: é a vocês a quem ofereço os méritos deste trabalho.

Resumo

Estudos de tramas alimentares são tidos como de fundamental importância para o entendimento dos padrões e processos de comunidades naturais e do funcionamento dos ecossistemas. O presente teve o objetivo de investigar como a sazonalidade e o sombreamento influenciam a estrutura das tramas alimentares de riachos e avaliar como elas se recompõem após um distúrbio natural. De modo geral, foram amostrados produtores, invertebrados e peixes em 12 ocasiões; todos os heterotróficos foram submetidos a análises de dieta para a construção das tramas alimentares e cálculo de suas propriedades. Para a avaliação do efeito da sazonalidade, dois riachos de mata foram amostrados na estação seca e na chuvosa; para a avaliação do efeito do sombreamento, dois trechos de um mesmo riacho de pastagem foram amostrados, uma tela de sombreamento foi instalada sobre um deles (tratamento) e o outro permaneceu aberto (controle) por 21 meses, após os quais os dois trechos foram reamostrados; para avaliar o efeito de um distúrbio, outro riacho de pasto foi amostrado antes do distúrbio e em mais três ocasiões periódicas posteriores. Foi possível observar que a sazonalidade influencia de forma diferenciada a estrutura das comunidades de riachos com diferentes tipos de substrato predominante, mas que a estrutura das tramas alimentares não sofreu grandes flutuações sazonais, de modo que as relações tróficas parecem se comportar de maneira estável às flutuações do ambiente. No riacho onde foi montado o experimento, decréscimos nos valores de riqueza, abundância e parâmetros das tramas, após os 21 meses, tanto no trecho controle como no tratamento, indicaram influência do assoreamento, mas o decréscimo mais expressivo no trecho tratamento nesse período indicou o efeito do sombreamento; assim, a cobertura de fato afetou a estrutura da comunidade e das tramas alimentares estudadas, mas os efeitos do assoreamento explicaram parte das mudanças observadas. Os efeitos do distúrbio levaram a um grande impacto tanto na estrutura física do riacho como na riqueza, abundância e propriedades das tramas; os valores elevados desses atributos de comunidades e tramas no período pré-distúrbio apresentaram um significativo decréscimo após o distúrbio e posterior aumento a valores intermediários, indicando que houve recuperação bastante lenta e gradual. Ao considerar conjuntamente os três aspectos da estrutura das tramas aqui avaliados, apenas os riachos florestados não sofreram grandes variações, o que indica que a mata ripária pode atuar como um *buffer* ambiental de modo a conferir maior estabilidade às tramas alimentares desses locais.

Índice	Página
Introdução geral	1
Capítulo I: “A sazonalidade influencia a estrutura das tramas alimentares em riachos de fragmentos florestais?”	8
Resumo	9
Introdução	9
Materiais e métodos	11
Resultados	16
Discussão	28
Referências bibliográficas	32
Capítulo II: “o sombreamento influencia a estrutura de comunidades e suas interações tróficas em riachos?”	38
Resumo	39
Introdução	40
Materiais e métodos	42
Resultados	46
Discussão	63
Referências bibliográficas	69
Capítulo III: “Como as tramas alimentares de riacho de reestruturam após um distúrbio natural?”	77
Resumo	78
Introdução	78
Materiais e métodos	81
Resultados	85
Discussão	99
Referências bibliográficas	105
Considerações finais	113

Introdução geral

Tramas alimentares: definição e síntese do conhecimento

Entender a natureza das interações interespecíficas e determinar sua influência sobre os padrões e propriedades dinâmicas das comunidades biológicas compreende um dos principais objetivos da ecologia (Hall & Raffaelli, 1993). De acordo com Pimm et al. (1991), estas interações podem ser representadas na forma de ligações - ou elos - entre espécies em uma rede, de forma análoga a um mapa rodoviário. Implícito nesta analogia está o fato de que estudos de tramas alimentares são de fundamental importância para “encontrar o caminho” através da complexidade ecológica, assim como um mapa rodoviário o seria para um viajante (Hall & Raffaelli, 1993). Tramas (ou teias) alimentares podem ser definidas como uma rede de ligações entre consumidores e recursos (Woodward & Hildrew, 2002), entre um grupo de organismos, populações ou agregados de unidades tróficas (Winemiller & Polis, 1996) ou, ainda, como quem come quem na natureza (Martinez, 1993).

A questão de “quem come quem” foi uma das primeiras perguntadas por ecólogos no que diz respeito à organização das comunidades e Charles Elton foi um dos primeiros a abordar a ideia de cadeias alimentares (como, por exemplo, planta → afídeo → aranha → rouxinol → falcão) e analisar suas consequências, reconhecendo que essas cadeias não são unidades isoladas, mas ligadas entre si em uma trama alimentar (Krebs, 2008). Motivados pelos estudos de Paine (1966), com a zona intertidal do costão rochoso, May (1973, *apud* De Ruiter et al., 2005a), com a relação teórica entre complexidade e estabilidade de ecossistemas e Pimm & Lawton (1977), com o número de níveis tróficos, estudos de tramas alimentares intensificaram-se no final dos anos 70 e início dos 80 (De Ruiter et al., 2005a). Desde então, diversas abordagens dentro do estudo de tramas alimentares têm sido tomadas buscando o entendimento dos padrões e processos de comunidades naturais (Pimm et al., 1991) e, conseqüentemente, do funcionamento dos ecossistemas (Pimm, 1982).

De Ruiter et al. (2005b) apresentaram parte da trajetória desses estudos com base em simpósios realizados sob o tema de tramas alimentares: a princípio (década de 80), a maioria dos estudos teóricos abordava a questão complexidade/estabilidade, ao passo que os empíricos avaliavam principalmente as características topológicas das tramas; na década subsequente, a atenção voltou-se principalmente para a avaliação dos fatores que influenciam sua estrutura e dinâmica (tais como forças de interação, efeitos indiretos, espécies-chave, variação temporal e

descritores abióticos, juntamente com a busca por descrições de maior acurácia de tramas) e, posteriormente, para a dinâmica predador/presa, causas e efeitos de variações temporais, processos *bottom-up* e *top-down*, e comparações entre tramas de diferentes habitats. Nesta última década, muitos tópicos novos em ecologia (como mudanças ambientais e respostas frente a distúrbios) foram objeto de debates e o uso de tramas alimentares se tornou reconhecido como uma das mais poderosas ferramentas em sua abordagem (De Ruiter et al., 2005b).

Um dos grandes problemas relativos ao estudo de tramas alimentares, contudo, consiste no fato de estudos empíricos terem se desenvolvido muito mais lentamente do que estudos teóricos, de modo que há necessidade de um investimento muito maior em estudos descritivos e experimentais, bem como em novas abordagens, para preenchimento dessa lacuna no conhecimento (Winemiller & Layman, 2005). De acordo com Winemiller & Layman (2005), isso se deve às inúmeras dificuldades na realização de estudos empíricos, como delimitação - arbitrária - dos limites espaciais das tramas (já que cada trama é um módulo de uma trama maior), inventariar e analisar a dieta das espécies da trama e determinar as forças de interação e avaliar as influências da variação ambiental e história de vida sobre espécies e interações; além de tudo, ainda há grande falta de padronização de dados entre tramas empíricas.

Esses problemas são consequência natural de uma disciplina ainda “imatura” (por seus conceitos abstratos, falta de consenso e rigor empírico), mas, frente à necessidade urgente de sua aplicação na resolução de problemas ambientais (Winemiller & Layman, 2005), muitas abordagens novas, mais amplas e mais abrangentes têm surgido, assim como novos estudos empíricos e experimentais (como o que será aqui apresentado) e novas técnicas de análise que auxiliam no entendimento de processos, tais como o uso de isótopos estáveis; assim, trata-se de uma disciplina que está em rápido processo de desenvolvimento.

Justificativas, objetivos e organização da tese

Conforme salientado no tópico acima, há uma exigência premente por descrições mais exatas de tramas alimentares com padronização metodológica e por análises de conjuntos de habitats relacionados que diferem em características cruciais (Townsend et al., 2006); de acordo com estes autores, o amadurecimento da compreensão sobre tramas alimentares só será possível com a realização de mais estudos empíricos mas, apesar dessa necessidade, estudos com tramas alimentares ainda são muito escassos no Brasil (Uieda & Motta, 2007).

As tramas alimentares fornecem retratos complexos, porém úteis, da biodiversidade, interações entre espécies e estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Dunne et al., 2002). Em ambientes aquáticos continentais, os distúrbios de origem antrópica são associados a alterações significativas na biota (Allan & Flecker, 1993) e, apesar da importância dessas alterações, os efeitos do uso da terra em propriedades estruturais de tramas alimentares raramente é estudado (mas veja Romanuk et al., 2006), assim como a influência da sazonalidade (mas veja Closs & Lake, 1994). A compreensão desses padrões e seus determinantes é tida como uma das mais produtivas áreas em pesquisas recentes de estrutura de comunidades (Putman, 1995), tanto pela possibilidade de seu uso como base para a unificação conceitual entre áreas de pesquisa ecológica (Brown & Gillooly, 2003), como para aplicações práticas de conservação e manejo de biodiversidade. Tramas bem resolvidas podem responder questões científicas básicas sobre a organização de comunidades biológicas ajudando a resolver problemas ambientais práticos, como estratégias para controle de pragas, concentrações de toxinas e poluentes, controle de vetores e conservação da biota (Cohen et al., 1993).

A conservação da biota é um dos mais importantes desafios mundiais, uma vez que ecossistemas têm sofrido perdas consideráveis associadas à destruição de habitats, introdução de espécies e poluição. No noroeste do Estado de São Paulo, estas causas são bem ilustradas, compondo um quadro que poderia ser revertido somente com ações de manejo nos poucos fragmentos remanescentes, que podem ter a função de reservatório de espécies para futura recolonização das áreas degradadas. A prioridade da realização de estudos em fragmentos florestais nessa região do Estado foi reforçada pela de previsão de instalação de 25 novas usinas de cana-de-açúcar até 2010 (Nascimento, 2005), o que representa uma forte pressão sobre a biodiversidade abrigada nessas poucas áreas florestais remanescentes.

Assim, o presente estudo foi realizado neste cenário, com o objetivo de investigar se (e como) sazonalidade e o sombreamento influenciam a estrutura das tramas alimentares de riachos e avaliar como se recompõe após um distúrbio natural. Os objetivos específicos da tese foram (i) determinar a riqueza e abundância de produtores e consumidores dos riachos amostrados; (ii) realizar as análises de dieta de todos os táxons heterotróficos; (iii) montar as tramas alimentares para cada trecho; (iv) verificar se (e como) a sazonalidade influencia a estrutura das tramas alimentares de dois riachos florestados; (v) verificar se (e como) o sombreamento de uma cobertura experimental

influencia a estrutura das tramas alimentares em um riacho de pastagem e (vi) avaliar como as tramas alimentares de riacho se reestruturam após um distúrbio natural.

O objetivo específico (iv) é referente ao capítulo I da tese, o (v) ao capítulo II e o (vi) ao capítulo III. A divisão da tese nesses capítulos foi realizada no intuito de facilitar a publicação dos resultados, de modo que cada capítulo consiste em um manuscrito em preparação, cada qual com seu resumo, introdução, área de estudo, metodologia, resultados e discussão.

Outras considerações

Diversas dificuldades, adequações e oportunidades surgiram com o desenvolvimento do projeto. Com relação às análises de modo geral, a primeira dificuldade foi relativa à identificação dos invertebrados; buscando sempre a menor resolução taxonômica possível, a maior parte das identificações de insetos foi realizada no nível genérico com o auxílio de diversas chaves de identificação. Contudo, as chaves de identificação tratam apenas dos últimos instares larvais/ninfais, fazendo-se necessário reconhecer o instar em que cada espécime provavelmente se encontra para identificá-lo apropriadamente. Alguns gêneros de Odonata, por exemplo, podem apresentar até 13 instares larvais e o número de espinhos, setas e até mesmo proporção do tamanho das estruturas terminais podem sofrer alterações de acordo com o instar. Por isso, a consulta constante a diversos especialistas foi de fundamental importância para atingir as identidades taxonômicas com confiança.

Findada a maior parte das identificações (devido a novas coletas que foram sendo realizadas nesse meio tempo), deu-se início às análises de dieta, que representaram outro desafio. Primeiramente, foi feita uma visita à Prof^a. Dr^a. Virgínia S. Uieda para aprendizagem do método de dissecação e análise de dieta dos invertebrados; contudo, ao proceder com as análises, a maioria dos conteúdos gástricos encontrava-se muito fragmentada devido à mastigação ou ao elevado grau de digestão. Assim, foi montado um “catálogo de lâminas”, que continham exemplares da maioria dos gêneros amostrados e identificados que foram fragmentados propositadamente para observação microscópica de estruturas como tegumento, peças do aparelho bucal, brânquias, entre outros. Assim, foi estabelecido um critério para a identificação em nível de gênero de conteúdos fragmentados, que consistia na confirmação da predação de um dado gênero apenas se pelo menos três estruturas características do mesmo estivessem no estômago.

Outro ajuste à tese foi que, a princípio, esta contava apenas com os dois primeiros capítulos (um referente ao estudo do efeito da sazonalidade e o outro do sombreamento). Quando foi montado

o experimento de coberturas teladas para avaliar o efeito do sombreamento nas tramas (conforme detalhado no segundo capítulo da tese), havia três blocos experimentais, cada qual constituído por um trecho de 30 m que permaneceu aberto (controle) e outro que foi coberto (tratamento). Cinco meses após a instalação dos experimentos, dois blocos foram levados pela forte correnteza devido a uma precipitação pluviométrica anormal (cerca de 150 mm em duas horas) no dia 20/02/08; o nível da água do riacho subiu acima do barranco (de 2,5 m), escavando-o, e removendo as telas, estacas, quebrando os arames e os pontaletes. Todos os bancos de macrófitas foram arrancados do substrato e carregados juntamente com areia e silte, de modo que o leito do riacho (em todos os trechos estudados) foi escavado, tornando-se uniforme, com somente fundo de argila consolidada; até mesmo as gramíneas dos barrancos foram removidas devido ao desmoronamento ocorrido em vários trechos. Foi possível observar um aumento significativo na largura de alguns trechos devido ao desmoronamento do barranco. Assim, visto que já havíamos amostrado o local e frente à inviabilidade de remontar as telas e ao grande impacto da enchente, surgiu a pergunta: “Como as tramas alimentares de riacho se reestruturam após um distúrbio natural?”. Portanto, elaboramos um desenho amostral para respondê-la e um capítulo adicional (capítulo III), com proposta de analisar todo um novo conjunto de dados, foi adicionado à tese. Para responder à pergunta do terceiro capítulo, foram realizadas mais três amostragens periódicas; contudo, análises de dieta dos exemplares coletados na última amostragem estão em fase final de avaliação e constará apenas na versão final do manuscrito.

Referências bibliográficas

- Allan, J. D. & A. S. Flecker. 1993. Biodiversity conservation in running waters. *BioScience*, 43: 32-43.
- Brown, J. H. & J. F. Gillooly. 2003. Ecological food webs: high-quality data facilitate theoretical unification. *PNAS*, 100(4): 1467-1468.
- Closs, G. P. & P. S. Lake. 1994. Spacial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs*, 64(1): 1-21.
- Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., DeAngelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L., Holt, R. D., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N., O'Malley, R., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, G. A., Rejmánek, M., Schoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H., Wilbur, H. M. & P. Yodzis. 1993. Improving food webs. *Ecology*, 74(1): 252-258.

- De Ruiter, P. C., Wolters, V., Moore, J. C. & K. O. Winemiller. 2005a. Food web ecology: playing Jenga and beyond. *Science*, 309: 68-90.
- De Ruiter, P. C. Wolters, V. & J. C. Moore. 2005b. Dynamic food webs. Pp. 3-9 *in* De Ruiter, P. C. Wolters, V. & J. C. Moore. *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Academic Press, Boston, 590p.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & N. D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- Hall, S. J. & D. G. Raffaelli. 1993. Food webs: theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24: 187-239.
- Krebs, C. 2008. *The ecological world view*. University of California Press, Berkeley, 574p.
- Martinez, N. D. 1993. Effect of scale on food web structure. *Science*, 260: 242-243.
- Nascimento, D. 2005. Quantas novas usinas realmente se instalarão no Brasil nos próximos 3 anos? *IdeaNews*, Ribeirão Preto, ano 5, nº 57, julho.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910): 65-75.
- Pimm, S. L. & J. H. Lawton. 1977. The number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268: 329-331.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. & J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. Chapman & Hall, London. 258p.
- Putman, R. J. 1995. Food webs and connectance. Pp. 40-59 *in* Putman, R. J. (Ed.). *Community ecology*. Chapman & Hall, London, 178p.
- Romanuk, T. N., Vogt, R. J. & J. Kolasa. 2006. Nutrient enrichment weakens the stabilizing effect of species richness. *Oikos*, 114: 291-302.
- Townsend, C. R., Begon, M. & J. L. Harper. 2006. *Fundamentos em ecologia*. Artmed, Porto Alegre, 592p.
- Uieda, V. S. & R. L. Motta. 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19(1): 15-30.
- Winemiller, K. O. & C. A. Layman. 2005. Food web science: moving on the path from abstraction to prediction. Pp. 10-26 *in* De Ruiter, P. C. Wolters, V. & J. C. Moore (Eds.). *Dynamic food webs:*

- multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change. Academic Press, Boston, 590p.
- Winemiller, K. O. & G. A. Polis. 1996. Food webs: what they can tell us about the world? Pp. 1-22 *in* Polis, G. A. & K. O. Winemiller (Eds.). Food webs: integration of patterns and dynamics. Kluwer Academic Publishers, London. 472p.
- Woodward, G. & A. G. Hildrew. 2002. Food web structure in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47: 777–798.

CAPÍTULO I

“A sazonalidade influencia a estrutura das
tramas alimentares em riachos de fragmentos
florestais?”

Resumo

Variações sazonais podem levar a mudanças na composição da biota em riachos e, consequentemente, nas interações tróficas. Muitos estudos constataram mudanças sazonais na dieta de peixes de riachos neotropicais, que são tidos como organismos de grande importância em tramas alimentares, mas são raros os estudos que avaliam a influência dessas mudanças nas tramas como um todo. Sob a hipótese de que as relações tróficas e, consequentemente, a estrutura das tramas alimentares sofrem influência da sazonalidade, dois riachos florestados (R1 e R2) foram amostrados nas estações seca e chuvosa. As amostragens, realizadas em agosto de 2007 e abril de 2008, incluíram algas, macrófitas, plâncton, macroinvertebrados e peixes e todos os táxons heterotróficos coletados foram submetidos à análise de dieta. No total, 2.250 indivíduos de 139 espécies tróficas (quatro das quais eram macroprodutoras) foram identificados nas quatro amostras. A base da cadeia foi detritica, visto que matéria orgânica fina particulada (FPOM) foi o principal recurso basal consumido, o que resultou na grande proporção de espécies no primeiro nível trófico e elevada onivoria em todas as amostras. Todas as espécies de peixes foram consideradas de topo, visto que não foram predadas. O riacho R1, predominantemente arenoso, apresentou riqueza e abundância mais baixas do que o riacho R2, predominantemente rochoso, juntamente com parâmetros das tramas como número de espécies tróficas, elos, densidade de elos e níveis tróficos. O número de espécies de topo, níveis tróficos e comprimento máximo da cadeia foram maiores na estação chuvosa para o riacho R1, enquanto o número e densidade de elos, número de predadores e de espécies basais foram maiores na estação seca nos dois riachos. Embora essas diferenças tenham sido constatadas, as flutuações sazonais observadas nos parâmetros das tramas foram de pequena magnitude, de modo que, apesar da sazonalidade influenciar a estrutura da comunidade desses riachos preservados, as relações tróficas parecem se comportar de forma mais estável entre as estações.

Palavras-chave: riachos, fragmentos florestais, alimentação, onivoria

Introdução

As tramas alimentares fornecem retratos complexos, porém úteis, da biodiversidade, interações entre espécies e estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Dunne et al., 2002), podendo ser representadas como um mapa rodoviário das interações entre organismos e do fluxo de energia dentro das comunidades (Closs & Lake, 1994). O cálculo de suas propriedades,

teoricamente, permite que diferentes tramas dos mais diversos habitats possam ser comparadas entre si. Alguns autores (Briand & Cohen, 1984; Pimm et al., 1991) observaram que certos padrões são mantidos nas propriedades das tramas, tais como proporção de espécies basais, intermediárias e de topo, taxas de predador-presa, dentre outros. Outros autores, em contrapartida, têm criticado tais propriedades em virtude da falta de padronização na coleta de dados (Hall & Raffaelli, 1993; Martinez, 1993; Polis & Winemiller, 1996; Schmid-Araya et al., 2002; Motta & Uieda, 2005), especialmente no que diz respeito à resolução taxonômica (Thompson & Townsend, 2000). Contudo, se metodologias consistentes forem empregadas e habitats semelhantes forem amostrados, as comparações entre tramas alimentares podem produzir resultados bastante úteis (Closs & Lake, 1994).

Dentro de um contexto ecológico, mudanças sazonais na estrutura qualitativa e quantitativa do habitat podem ocasionar alterações na composição da biota por meio da influência sobre a dinâmica populacional e, consequentemente, sobre as interações tróficas (Winemiller & Jepsen, 1998). Peixes, por exemplo, são elementos de grande importância nas tramas alimentares (Winemiller & Jepsen, 1998) e a influência da sazonalidade em sua dieta tem sido amplamente registrada na literatura (Prejs & Prejs, 1987; Sabino & Castro, 1990; Esteves & Aranha, 1999; Lowe-McConnell, 1999; Lobón-Cerviá & Bennemann, 2000; Mazzoni & Rezende, 2003; Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007; Novakowski et al., 2008). Adicionalmente, tal influência pode estar relacionada, dentre diversos fatores, a alterações sazonais sofridas por comunidades de macroinvertebrados bentônicos (Silveira et al., 2006), que constituem um dos principais recursos alimentares utilizados por peixes (Uieda et al., 1997; Casatti & Castro, 1998).

Apesar da influência da sazonalidade na alimentação de peixes e nas comunidades de invertebrados ser relativamente bem conhecida, sua influência em toda a estrutura trófica local raramente é estudada. Dentre os poucos autores que utilizaram essa abordagem, Closs & Lake (1994) avaliaram a influência de variações espaciais e temporais na estrutura da trama alimentar em um riacho intermitente na Austrália e constataram que as mudanças na estrutura da comunidade ao longo do tempo foram muito maiores do que quaisquer variações espaciais. Tavares-Cromar & Williams (1996) também ressaltaram a importância da resolução temporal em análises de tramas alimentares, observando alterações em propriedades das cadeias alimentares nos dois riachos amostrados ao longo das quatro estações do ano.

Em ambientes aquáticos continentais, os distúrbios de origem antrópica são associados a alterações significativas na biota (Allan & Flecker, 1993) e, apesar da importância dessas alterações, são poucos os estudos detalhados que avaliam os efeitos das variações sazonais em propriedades estruturais de tramas alimentares. Atualmente, muitos ecossistemas têm sofrido perdas consideráveis associadas à destruição de habitats, introdução de espécies e poluição. No noroeste do Estado de São Paulo, estas causas são bem ilustradas, compondo um quadro que poderia ser revertido somente com ações de manejo nos poucos fragmentos remanescentes, que podem ter a função de reservatório de espécies para futura recolonização das áreas degradadas.

Compreender como se configuram as relações tróficas em áreas preservadas representa um passo fundamental para que ações voltadas à conservação do ecossistema como um todo – e não apenas de partes dele – possam ser implementadas. Considerando o exposto acima, o presente estudo foi elaborado sob a hipótese de que as relações tróficas e, consequentemente, a estrutura das tramas alimentares em riachos preservados sofre influência da sazonalidade. Assim, nosso objetivo geral foi estudar dois riachos localizados em uma área de preservação, comparando-os em dois períodos sazonais (seco e chuvoso), e para tanto os seguintes objetivos específicos foram propostos: (i) identificar os grupos de produtores e consumidores de forma a obter a relação mais completa possível das espécies tróficas nesses sistemas; (ii) verificar a existência de diferenças sazonais nas propriedades das tramas alimentares, após análise da dieta das espécies tróficas.

Materiais e métodos

Situados no noroeste do Estado de São Paulo, os riachos de mata amostrados no presente estudo – denominados R1 e R2 (Figura 1) – estão inseridos em um fragmento de Floresta Estacional Semi-Decidual próximo ao município de São João de Iracema. Foram selecionados por pertencerem a uma mesma bacia hidrográfica (rio São José dos Dourados) e por apresentarem características físico-químicas semelhantes, possibilitando comparações mais fidedignas.



Figura 1. Vista geral dos riachos amostrados. R1: 20°30'36.7"S 50°13'43.6"W; R2: 20°30'22.0"S 50°16'40.9"W.

As amostragens foram realizadas, em ambos os riachos, em período próximo ao final dos períodos seco e chuvoso (Figura 2), buscando captar eventuais modificações cumulativas de descritores ambientais, fauna e flora, ao longo dos períodos e evitando realizar uma amostragem diretamente após as chuvas do período chuvoso, que comumente levam ao carreamento de bentos (Resh & Rosenberg, 1984; Afonso & Henry 2002; Allan & Castilho, 2007). Assim, as coletas procederam nos dias 22/08/07 (R1) e 24/08/07 (R2) no período seco e nos dias 07/04/08 (R1) e 08/04/08 (R2) no período chuvoso (setas em vermelho na Figura 2).

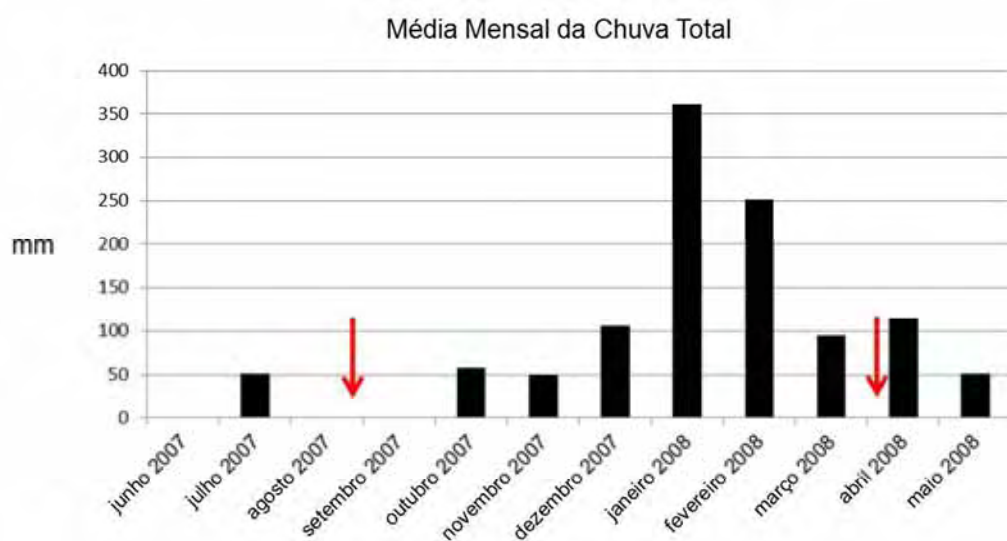


Figura 2. Média mensal da chuva total registrada pelo Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (CIIAGRO) de junho de 2007 a maio de 2008. As setas em vermelho indicam os períodos em que as amostragens dos riachos R1 e R2 foram realizadas.

As amostragens foram realizadas em um trecho de 50 m de cada riacho, dividido em 11 transectos equidistantes (5 m) para padronização dos diferentes métodos de amostragem, tanto dos descritores de hábitat e estrutura interna do canal como da fauna e flora. Os descritores físicos e químicos da água (condutividade, pH, turbidez, oxigênio dissolvido e temperatura) foram mensurados com equipamento eletrônico Horiba®, modelo U-10. Dentre os descritores físicos e estruturais, foram mensurados: largura, profundidade e velocidade da corrente, esta última avaliada em três pontos ao longo de cada transecto por 30 segundos, com três réplicas em cada ponto.

A análise estrutural do hábitat foi dividida em três componentes: substrato, ecótono água/terra e meio interno, avaliados a partir da estimativa visual (com o auxílio de visores) da composição percentual de cada item ao longo de todo o trecho de 50 metros de cada riacho (com cada espaço entre transectos constituindo uma subamostra). Os itens avaliados que compuseram o substrato foram: silte, areia, cascalho, seixo, rocha, *litter* e galhos/troncos; os itens que compuseram o ecótono água/terra foram: briófitas, pteridófitas, raízes finas em rede, raízes grandes expostas, gramíneas, angiospermas arbustivas, angiospermas arbóreas e barranco nu, e os itens que compuseram a estrutura interna do riacho foram vegetação enraizada emergente, vegetação do ecótono em contato com a água, algas aderidas, *litter* e galhos grandes/troncos.

No que diz respeito à amostragem da biota, organismos planctônicos foram amostrados nos transectos pares com rede de plâncton de malha de 45 μ m (conforme Pinto-Coelho, 2004);

macroalgas bentônicas e macrófitas foram amostradas usando-se uma combinação do método do quadrado com o da transeção de linha (adaptado de Necchi, 2004); macroinvertebrados bentônicos foram amostrados com Surber de malha com 250 μ m (nos transectos ímpares) e rede D (ao longo de todo o trecho); meiofauna foi amostrada com um tubo de PVC, enterrado cerca de 20 cm no substrato; peixes foram amostrados em duas passagens de pesca elétrica e os invertebrados amostrados com a mesma metodologia também foram contabilizados. Amostragens qualitativas de perifíton (epifíton, epilíton e epipélton), e outros organismos localizados fora dos quadrados, foram realizadas ao longo de todo o trecho. Os pontos de amostragem de cada grupo ao longo do trecho estão representados na Figura 3.

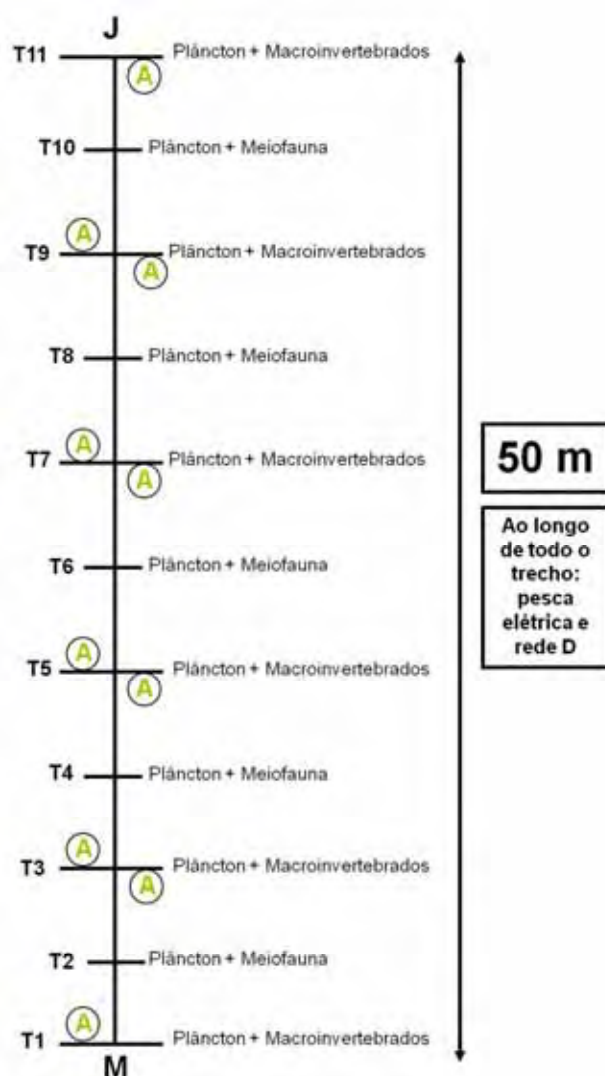


Figura 3. Esquema de amostragem, sentido jusante-montante, nos riachos R1 e R2; J = jusante; M = montante; T = transecto; A = pontos de amostragem de algas; a posição do texto indica em quais transectos foram amostrados plâncton, macroinvertebrados e meiofauna.

As amostras de plâncton, macroalgas bentônicas, macrófitas e perífiton foram fixadas em solução de formaldeído a 4%, ao passo que os macroinvertebrados nectônicos e peixes foram fixados em solução de formaldeído a 10% e, após 72 horas, transferidos para etanol 70%, onde permaneceram conservados. Todo o material amostrado foi identificado com a menor resolução taxonômica possível, a maioria em gênero ou espécie, e especialistas foram consultados para confirmação das identificações.

A dieta de todos os organismos heterotróficos coletados foi determinada através da análise de conteúdos gástricos e os itens alimentares foram identificados com a menor resolução taxonômica possível para o estabelecimento dos elos da cadeia; os macroinvertebrados foram decapitados e o tubo digestivo completo foi removido por meio de incisão ventral, assim como o foram os estômagos dos peixes. O conteúdo alimentar de hemípteros predadores não pôde ser identificado devido à dieta líquida desses animais (aparelho bucal sugador).

Todos os táxons amostrados e submetidos às análises de dieta foram utilizados para a construção das tramas alimentares. Primeiramente, foram construídas matrizes binárias (uma para cada amostra) de interações entre predador e presa, com todas as espécies nas linhas e nas colunas, de modo que a presença de interação entre ambos, com base na análise de dieta, indicada na matriz como “1”, equivale a um elo da rede trófica (Cohen et al., 1990).

Após a montagem das matrizes os seguintes parâmetros foram calculados (de acordo com Pimm et al., 1991): número de espécies tróficas (S), número de elos (L), densidade de elos (L/S), número de espécies intermediárias (que possuem tanto presas como predadores), número de espécies de topo (que possuem presas, mas não predadores), número de presas (soma das espécies intermediárias e basais), número de predadores (soma das espécies intermediárias e de topo), razão presa/predador, comprimento máximo da cadeia (calculado pelo número máximo de elos entre uma espécie basal e uma de topo), comprimento mínimo da cadeia (número mínimo de elos entre uma espécie basal e uma de topo) e conectância, dada por $C = 2L/S(S-1)$.

É importante mencionar que o parâmetro “número de espécies basais” não corresponde necessariamente ao das espécies que, de fato, estão na base da cadeia, já que tal parâmetro é definido como espécies que possuem predadores, mas não presas (Pimm et al., 1991). Seguindo a definição, todas as espécies “não predadoras” (tais como as que não foram coletadas, mas foram registradas em conteúdos gástricos e as que estavam de tubo digestivo vazio) seriam posicionadas como espécies basais. Assim, para evitar esta interpretação equivocada, base da cadeia no presente

estudo foi dada por produtores (como diatomáceas e macroalgas), FPOM (matéria orgânica fina particulada), CPOM (matéria orgânica grossa particulada, constituída principalmente por fragmentos de origem vegetal), fungos (hifas e esporos de Hyphomycetes e Oomycetes), raízes finas em rede (oriundas da vegetação ripária, presentes em tufo sob os barrancos), sementes e invertebrados terrestres (apesar dos invertebrados terrestres não serem organismos de base nas cadeias terrestres, podem ser considerados como base para a cadeia dos riachos, visto que entram como recurso alóctone – assim como as sementes - para invertebrados aquáticos e peixes) (Martinez, 1991).

Resultados

De modo geral, as variações sazonais dos parâmetros limnológicos avaliados foram mais evidentes no riacho R2, principalmente com relação à velocidade média da corrente, volume e vazão (Tabela I).

Tabela I. Descritores limnológicos amostrados nos riachos de mata R1 e R2 nos períodos seco e chuvoso.

Descritores	Unidade	R1 seco	R1 chuvoso	R2 seco	R2 chuvoso
Oxigênio Dissolvido	mg/l	11,20	7,80	5,89	7,40
Condutividade	µS/cm	0,15	0,14	0,50	0,17
pH	-	8,01	8,46	7,95	8,50
Temperatura	°C	14,00	22,60	17,30	23,50
Turbidez	NTU	13,00	10,00	5,00	5,00
Largura média	m	2,73	2,89	2,90	2,80
Profundidade média	m	0,33	0,30	0,21	0,24
Velocidade média	m/s	0,25	0,30	0,28	0,54
Área Superficial	m ²	137,70	144,63	144,28	140,75
Vazão	m ³ /s	0,30	0,30	0,10	0,31
Volume de Hábitat	m ³	45,18	43,33	29,93	76,01

Com relação à composição do substrato, o riacho R1 foi predominantemente arenoso e o R2 predominantemente rochoso, em ambos os períodos; um maior acúmulo de estruturas no substrato, como *litter* e troncos/galhos, foi observado nos dois riachos no período seco (Tabela II). Com relação à composição do ecótono, briófitas, raízes finas em rede e angiospermas arbustivas e arbóreas foram os principais itens em ambos os riachos e, por fim, com relação à composição estrutural

interna, *litter* foi o item mais representativo durante o período seco e galhos grandes e troncos o foram no período chuvoso (Tabela II).

Tabela II. Porcentagem relativa de ocupação de cada item estrutural dos três componentes (substrato, ecótono água/terra e meio interno) de hábitat avaliados ao longo dos trechos de 50 metros dos riachos de mata amostrados nos períodos seco e chuvoso.

% Composição do substrato	R1 seco	R1 chuvoso	R2 seco	R2 chuvoso
Silte (< 0,05 mm)	0	9	0	1
Areia (0,05-2,0 mm)	38	58	12	20
Cascalho (2,0-10,0 mm)	23	27	30	46
Seixo (10,0-30,0 mm)	0	0	22	22
Rocha (>30,0 mm)	6	0	9	2
Litter	21	4	19	6
Galhos grandes e troncos	13	3	9	4
% Ecótono aquático/terrestre				
Briófitas	23	22	12	14
Pteridófitas	7	6	7	11
Raízes finas em rede	27	17	23	19
Raízes grandes expostas	9	8	12	15
Gramíneas	4	13	0	0
Angiospermas arbustivas	12	19	31	31
Angiospermas arbóreas	9	14	14	12
Barranco nu	8	0	0	0
% Composição interna				
Vegetação enraizada emergente	8	24	0	0
Algas aderidas	0	8	3	0
<i>Litter</i> (folhas, galhos)	73	0	87	12
Galhos grandes e troncos	19	69	10	47
Vegetação em contato com a água	0	0	0	41

No que diz respeito à biota, 102 produtores e consumidores foram identificados nas quatro amostragens (quando somadas todas as metodologias empregadas para coleta). Dentre os táxons mais abundantes (Tabela III), destacaram-se os peixes *Astyanax fasciatus*, *Characidium zebra* e *Piabina argentea* e os invertebrados dos gêneros *Anacroneuria*, *Americabaetis*, *Farrodes*, *Smicridea*, *Leptonema*, *Polypedilum*, *Parametriocnemus*, *Corydalis*, *Macrelmis*, *Argia* e *Macrobrachium*.

Tabela III. Lista de espécies tróficas, riqueza e abundância de produtores e consumidores amostrados nos riachos R1 e R2 nos dois períodos amostrais. Valores de abundância das espécies marcadas com * são referentes à porcentagem de cobertura do trecho total dos riachos amostrados.

Espécie trófica		R1 seco	R1 chuvoso	R2 seco	R2 chuvoso
Produtores					
Polygoniaceae*	<i>Polygonum</i>	1,5	0	0	0
Cyanophyceae*	<i>Phormidium</i>	0	9,5	0	0
Asteraceae*	<i>Chaptalia</i>	0	1	0	0
Bacteria					
Burkholderiales*	<i>Sphaerotilus natans</i>	0	0	0,5	4
Protozoa					
Rhizopoda	<i>Tecameba</i>	0	0	10	60
Plecoptera					
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	10	13	39	35
Ephemeroptera					
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	4	4	19	13
	<i>Apobaetis</i>	0	0	1	0
	<i>Baetodes</i>	0	1	0	1
	<i>Cloeodes</i>	1	0	0	0
	<i>Camelobaetidius</i>	0	0	1	0
	<i>Waltzohyphius</i>	0	6	0	0
Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	2	7	199	287
Leptohyphidae	<i>Traverhyphes</i>	2	0	0	0
	<i>Tricorythodes</i>	0	2	0	0
Trichoptera					
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	4	16	4	49
	<i>Leptonema</i>	15	53	30	38
	<i>Macrostemum</i>	0	0	3	1
	<i>Macronema</i>	1	6	0	0
Ecnomidae	<i>Austrotinodes</i>	0	0	5	8
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	0	8	0	1
Leptoceridae	<i>Triplectides</i>	0	2	0	1
Diptera					
Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	1	26	1	1
	<i>Thienemanniella</i> sp.1	12	1	4	0
	<i>Onconeura</i>	7	0	6	1
	<i>Corynoneura</i> sp.1	0	0	1	1
	<i>Larsia</i>	1	0	3	0
	<i>Endotribelos</i>	1	0	0	0
Chironomidae	<i>Nanocladius</i>	3	0	0	0
	<i>Cricotopus</i> sp.1	5	0	0	0
	<i>Pentaneura</i>	0	3	3	0
	<i>Rheotanytarsus</i> sp.1	0	1	1	5
	<i>Parametriocnemus</i>	0	0	24	13
	<i>Tanytarsus</i>	0	0	6	1
	Tanytarsini gênero B	0	0	16	0

Continua

Continuação	Espécie trófica	R1 seco	R1 chuvoso	R2 seco	R2 chuvoso
	<i>Lopescladius</i>	0	0	3	25
	<i>Stenochironomus</i>	0	0	3	2
	<i>Polypedilum fallax</i>	0	0	0	3
	<i>Cryptochironomus</i> sp.1	0	0	0	1
Simuliidae	<i>Simulium</i>	6	5	28	6
Tipulidae	gen. ind.	1	0	3	0
Brachycera	gen. ind.	0	1	1	0
Megaloptera					
Corydalidae	<i>Corydalus</i>	2	0	15	26
Hemiptera					
Naucoridae	<i>Limnocoris</i>	34	15	6	2
Gerridae	<i>Halobatopsis</i>	0	3	1	1
	<i>Cylindrostethus</i>	0	1	0	0
Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	0	0	0	1
Veliidae	<i>Rhagovelia</i>	0	3	0	2
Coleoptera					
Elmidae	<i>Macrelmis</i>	8	16	11	12
	<i>Neelmis</i>	2	4	22	6
	<i>Heterelmis</i>	3	7	6	6
	<i>Hexacylloepus</i>	1	0	0	0
	Elmidae larva D	0	5	0	4
	<i>Xenelmis</i>	0	1	0	0
	<i>Microcyllloepus</i>	0	0	1	12
	<i>Hexanchorus</i>	0	0	0	1
Hydrophilidae	gen. ind.	0	4	2	0
Dytiscidae	gen. ind.	0	0	1	0
Gyrinidae	gen. ind.	0	10	0	4
Staphilinidae	gen. ind.	0	0	0	1
Dryopidae	gen. ind.	0	0	0	1
Pyrilidae	gen. ind.	0	0	0	1
Odonata					
Aeshnidae	<i>Rhionaeshna</i>	4	0	0	0
	<i>Neuraeshna</i>	1	0	0	0
	<i>Coryphaeshna</i>	0	0	1	0
Corduliidae	<i>Navicordulia</i>	0	1	0	0
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	20	2	0	2
Libellulidae	gen. ind.	5	0	0	1
	<i>Brechmorhoga</i>	20	3	11	4
	<i>Elasmothermis</i>	22	6	17	3
	<i>Perithemis</i>	2	0	0	0
	<i>Tramea</i>	3	0	0	0
	<i>Cannaphilla</i>	1	0	0	0
	<i>Macrothemis</i>	3	0	0	0
	<i>Diastops</i>	2	0	1	0
	<i>Micrathyria</i>	1	0	0	0

Continua

Continuação	Espécie trófica	R1 seco	R1 chuvoso	R2 seco	R2 chuvoso
Gomphidae	<i>Gomphoides</i>	0	0	1	0
	<i>Progomphus</i>	0	0	5	3
	<i>Tibiagomphus</i>	2	1	1	1
Megapodagrionidae	<i>Oxystigma</i>	1	0	0	0
Dicteriadidae	<i>Heliocharis</i>	3	3	0	0
Coenagrionidae	gen. ind.	1	0	0	0
	<i>Argia</i>	5	0	30	9
Crustacea					
Decapoda	<i>Macrobrachium</i>	18	4	86	52
Pisces					
Parodontidae	<i>Parodon nasus</i>	1	0	0	0
Crenuchidae	<i>Characidium zebra</i>	11	9	29	25
Characidae	<i>Altyanax altiparanae</i>	3	11	1	0
	<i>Astyanax fasciatus</i>	20	5	69	19
	<i>Bryconamericus stramineus</i>	5	0	0	0
	<i>Knodus moenkhausii</i>	0	0	4	4
	<i>Oligosarcus pintoii</i>	0	0	0	2
	<i>Piabina argentea</i>	13	8	33	6
Callichthyidae	<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>	3	1	6	6
Loricariidae	<i>Hypostomus ancistroides</i>	2	5	1	11
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	11	1	7	10
Heptapteridae	<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>	0	0	14	11
	<i>Imparfinis schubarti</i>	7	0	0	1
	<i>Pimelodella avanhandavae</i>	9	3	0	0
	<i>Rhamdia quelen</i>	1	0	6	5
Pseudopimelodidae	<i>Pseudopimelodus pulcher</i>	0	3	0	0
Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	2	3	0	0
Cichlidae	<i>Crenicichla britskii</i>	0	1	0	0
Abundância Total		330	305	803	812
Riqueza total		55	48	54	57

Após as análises de dieta, o número de espécies tróficas aumentou para 139 devido à ingestão de táxons que não haviam sido coletados, que foram incluídos nas tramas. De modo geral, as tramas apresentaram complexidade relativamente elevada; para os dois riachos de mata, nas duas estações, matéria orgânica fina particulada constituiu o principal recurso basal consumido, seguido de fungos e matéria vegetal fragmentada (números 1-3 nos diagramas); o primeiro nível trófico foi o que apresentou maior número de espécies em todas as tramas devido ao elevado consumo desses itens basais. Dentre as espécies tróficas intermediárias de maior importância na dieta de muitos táxons encontram-se diversos gêneros de Chironomidae, os efemerópteros *Farrodes* e *Americabaetis*, coleópteros do gênero *Macrelmis* (larvas e adultos) e os tricópteros *Smicridea* e *Leptonema*. Todos os peixes foram considerados espécies de topo pela ausência de predadores

(inclusive os cascudos, que apesar de terem se alimentado principalmente de itens basais não foram predados por nenhum outro peixe).

Cada espécie trófica presente nos diagramas das tramas alimentares encontra-se neles representada por um número (Tabela IV) e as relações de predação estão representadas pelas setas entre os números, direcionadas para o predador. Nos diagramas das tramas alimentares (Figuras 4-7) os táxons estão representados pelos quadrados e aqueles que não têm presas, mas certamente são predadores (tais como hemípteros e outros cujas presas específicas não puderam ser identificadas) estão representados com (?);elos pontilhados representam a dieta com base em dados da literatura de exemplares que ou estavam de estômago vazio ou foram registrados apenas em conteúdos estomacais de outros táxons (ou seja, não foram coletados).

Tabela IV. Lista de espécies tróficas e seus respectivos números, utilizados na representação das relações tróficas avaliadas nos riachos R1 e R2 nos dois períodos amostrais.

1 FPOM	49 Stratiomyidae	97 Staphilinidae adulto
2 CPOM	50 Athericidae	98 Hydrophilidae adulto
3 Hyphomycetes	51 Dolichopodidae	99 Dryopidae adulto
4 Oomycetes	52 Psychodidae	100 <i>Corydalus</i>
5 Sementes	53 Muscidae	101 Odonata
6 Invertebrados terrestres	54 <i>Pyralidae</i>	102 Zygoptera
7 Raízes aquáticas	55 <i>Farrodes</i>	103 Coenagrionidae
8 <i>Cosmarium</i>	56 <i>Americabaetis</i>	104 <i>Argia</i>
9 Diatomaceae	57 <i>Waltzohyphius</i>	105 <i>Oxystigma</i>
10 <i>Chlosterium</i>	58 <i>Cloeodes</i>	106 <i>Heliocharis</i>
11 <i>Phormidium</i>	59 <i>Baetodes</i>	107 <i>Hetaerina</i>
12 <i>Microspora</i>	60 <i>Zelus</i>	108 Libellulidae
13 <i>Oedogonium</i>	61 <i>Apobaetis</i>	109 <i>Elasmothermis</i>
14 <i>Spyrogira</i>	62 <i>Camelobaetidius</i>	110 <i>Brechmorhoga</i>
15 Tecameba	63 <i>Caenis</i>	111 <i>Macrothemis</i>
16 Ostracoda	64 <i>Traverhyphes</i>	112 <i>Micrathiria</i>
17 Oligochaeta	65 <i>Tricorythodes</i>	113 <i>Erythrodiplax</i>
18 Nematoda	66 <i>Smicridea</i>	114 <i>Tamea</i>
19 Hyrudinea	67 <i>Leptonema</i>	115 <i>Navicordulia</i>
20 Hydracarina	68 <i>Macronema</i>	116 <i>Coryphaesha</i>
21 <i>Larsia</i>	69 <i>Macrostemum</i>	117 <i>Progomphus</i>
22 <i>Pentaneura</i>	70 <i>Hydroptila</i>	118 <i>Tibiagomphus</i>
23 Chironomini	71 <i>Chimarra</i>	119 <i>Gomphoides</i>
24 <i>Polipedium</i>	72 <i>Cynellus</i>	120 <i>Macrobrachium</i>
25 <i>Polipedium fallax</i>	73 <i>Xiphocentron</i>	121 <i>Astyanax altiparanae</i>
26 <i>Phaenospectra</i>	74 <i>Tripletides</i>	122 <i>Astyanax fasciatus</i>
27 <i>Endotribelos</i>	75 <i>Austrotinodes</i>	123 <i>Characidium zebra</i>
28 <i>Stenochironomus</i>	76 <i>Anacroneria</i>	124 <i>Piabina argenta</i>
29 <i>Cryptochironomus</i>	77 <i>Limnochoris</i>	125 <i>Bryconamericus stramineus</i>
30 <i>Rheotanytarsus</i> sp1	78 <i>Nepidae</i>	126 <i>Knodus moenkhausii</i>
31 <i>Tanytarsus</i>	79 <i>Macrelmis</i> larva	127 <i>Oligosarcus pinto</i>
32 <i>Tanytarsini</i> gên.B	80 <i>Macrelmis</i> adulto	128 <i>Parodon nasus</i>
33 <i>Beardius</i>	81 <i>Heterelmis</i> larva	129 <i>Aspidoras fuscoguttatus</i>
34 <i>Thienemanniella</i> sp1	82 <i>Heterelmis</i> adulto	130 <i>Imparfinis schubarti</i>
35 <i>Cricotopus</i> sp1	83 <i>Neoelmis</i> larva	131 <i>Cetopsorhamdia iheringii</i>
36 <i>Cricotopus</i> sp2	84 <i>Neoelmis</i> adulto	132 <i>Pimelodella avanhandavae</i>
37 <i>Onconeura</i>	85 Larva D	133 <i>Pseudopimelodus pulcher</i>
38 <i>Corynoneura</i> sp1	86 <i>Hexacylloepus</i> larva	134 <i>Rhamdia quelen</i>
39 <i>Nanocladius</i>	87 <i>Xenelmis</i> larva	135 <i>Hypostomus ancistroides</i>
40 <i>Parametriocnemus</i>	88 <i>Phanocerus</i> larva	136 <i>Hypostomus nigromaculatus</i>
41 <i>Lopescladius</i>	89 <i>Hexanchorus</i> larva	137 <i>Crenicichla britskii</i>
42 <i>Simulium</i>	90 <i>Cylloepus</i> adulto	138 <i>Poecilia reticulata</i>
43 Cetratopogonidae	91 <i>Microcylloepus</i> adulto	139 <i>Eigenmania virescens</i>
44 <i>Atrichopogon</i>	92 Gyrinidae larva	
45 Culicidae	93 Ditiscidae larva	
46 Tipulidae	94 Curculionidae larva	
47 Brachycera	95 Lampyridae larva	
48 Empididae	96 Ditiscidae adulto	

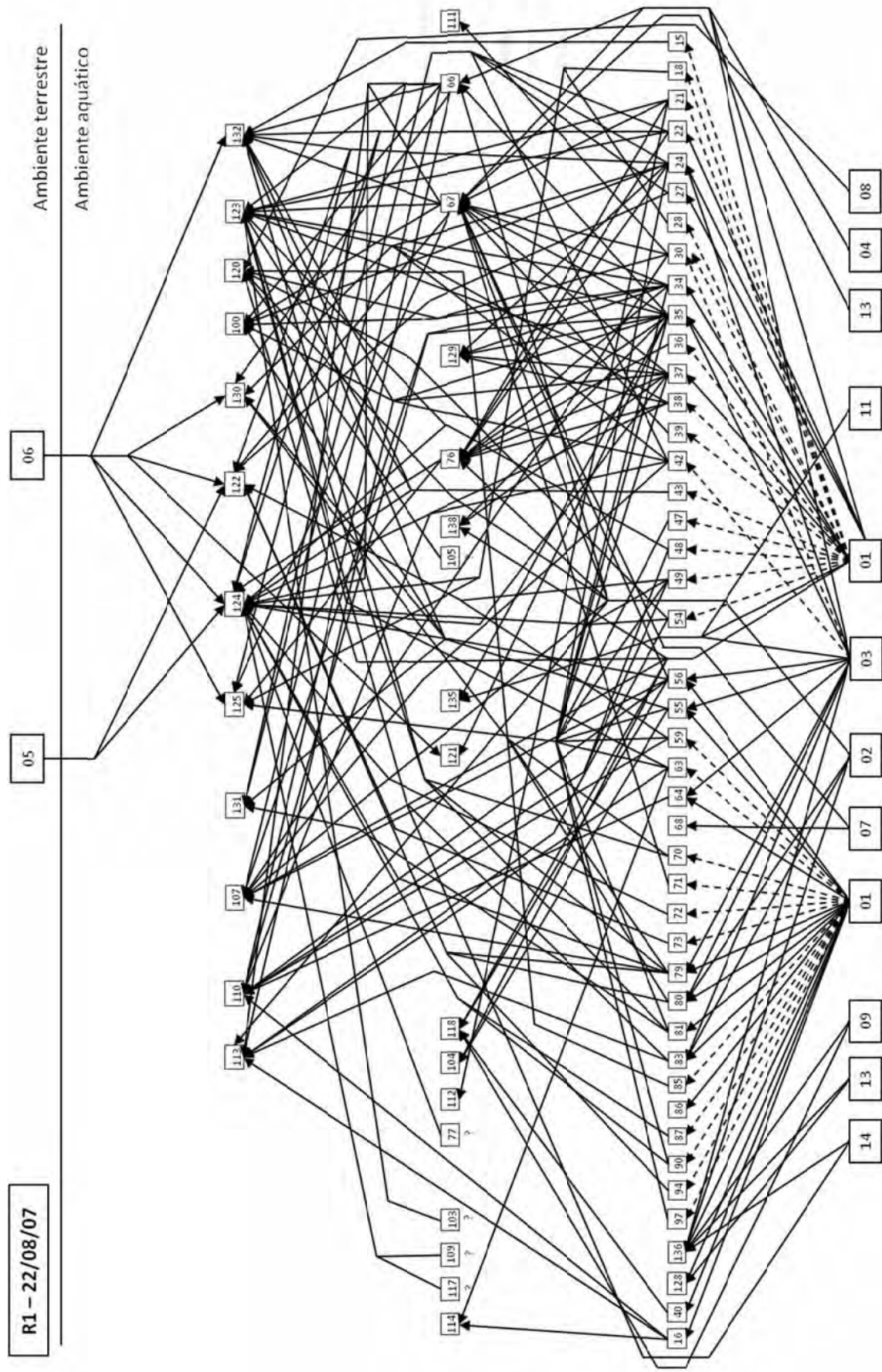


Figura 4. Diagrama da trama alimentar do riacho R1 no período seco.

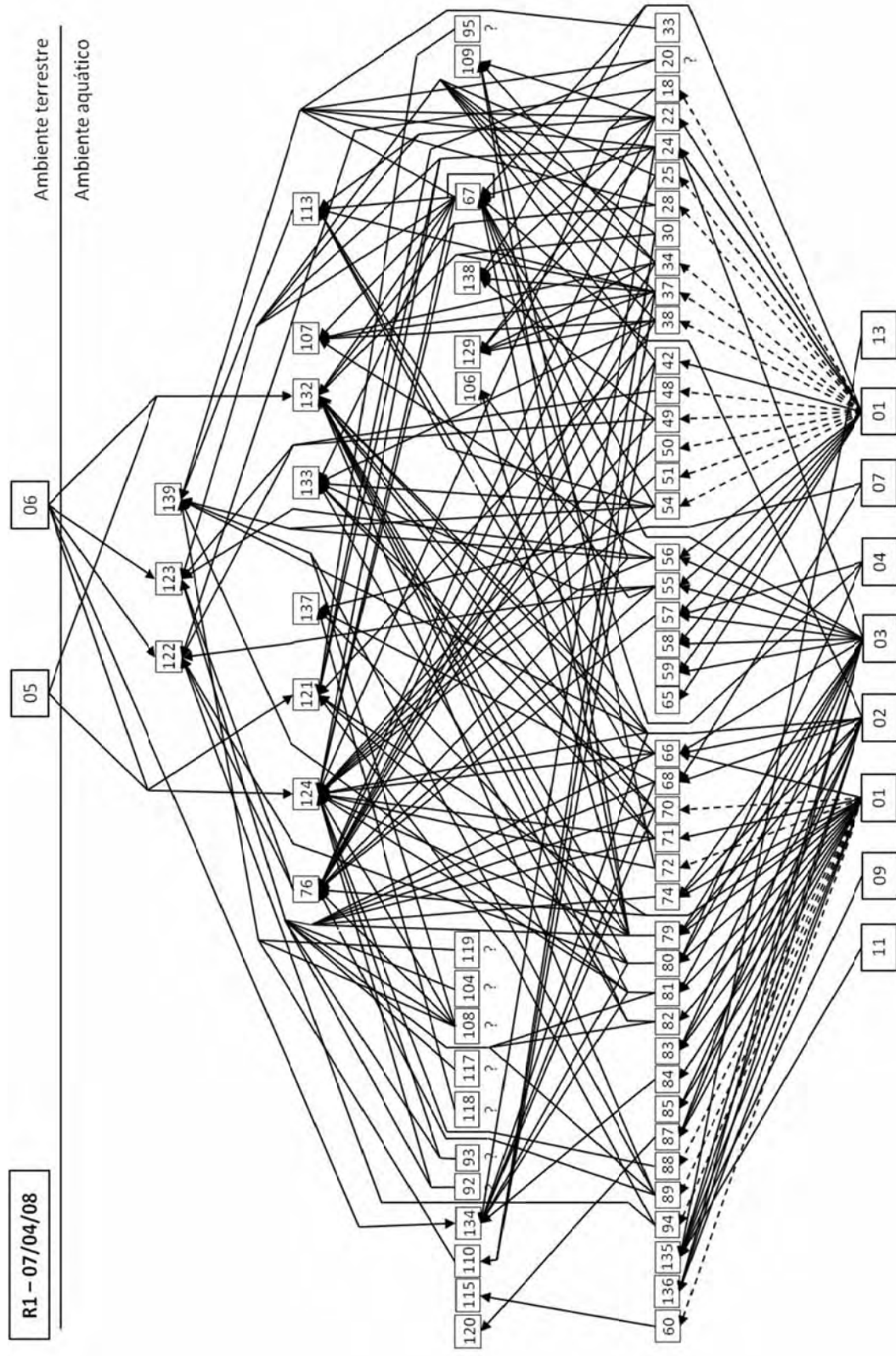


Figura 5. Diagrama da trama alimentar do riacho R1 no período chuvoso.

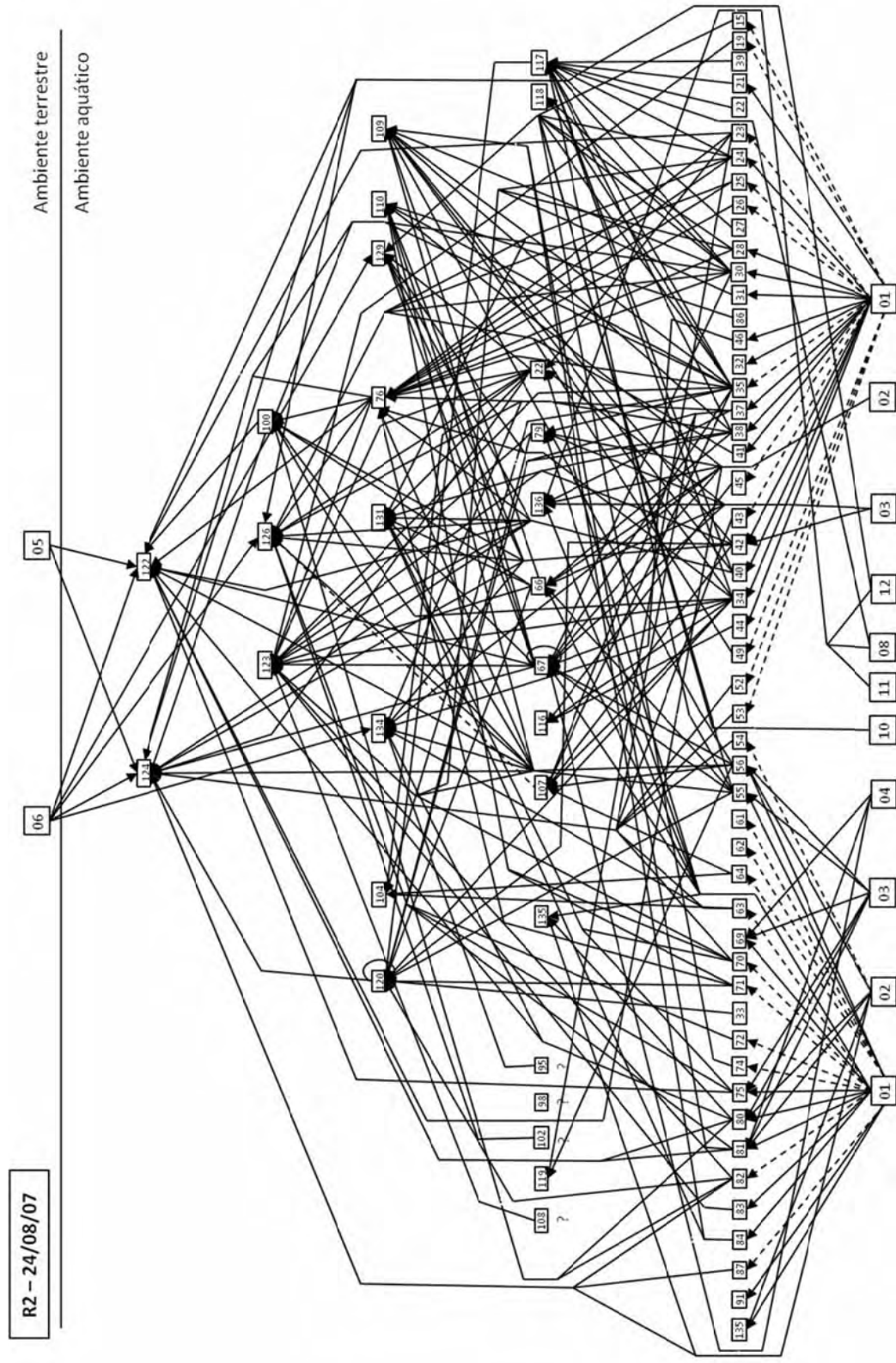


Figura 6. Diagrama da trama alimentar do riacho R2 no período seco.

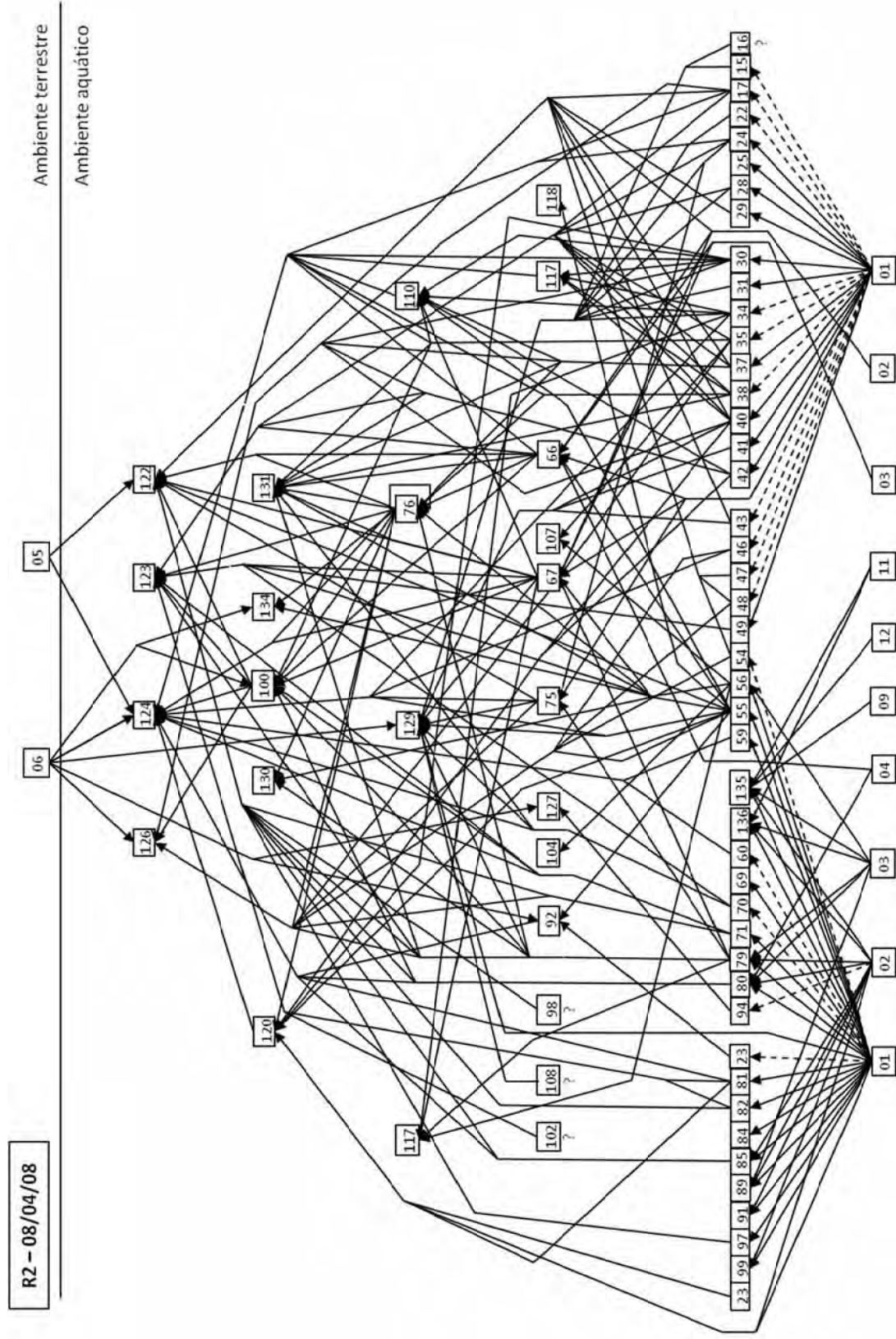


Figura 7. Diagrama da trama alimentar do riacho R2 no período chuvoso.

De modo geral, a maioria dos parâmetros avaliados não sofreu grandes variações espaciais e nem temporais (Tabela V); apesar disso, foi constatado um maior número e densidade de elos, comprimento máximo da cadeia, conectância e níveis tróficos no riacho R2.

Tabela V. Parâmetros das tramas alimentares construídas para os dois riachos (R1 e R2) nos dois períodos do ano.

Parâmetros da trama	R1 seco	R1 chuvoso	R2 seco	R2 chuvoso
Número de espécies tróficas (S)	87	85	88	78
Número de elos (L)	238	228	274	234
Densidade de elos (L/S)	2,74	2,68	3,11	3
Número de espécies basais	11	10	10	9
Número de espécies intermediárias	49	52	55	48
Número de espécies de topo	27	23	23	21
Número de presas	60	62	65	57
Número de predadores	76	75	78	69
Razão presa/predador	0,79	0,83	0,83	0,83
Comprimento máximo da cadeia	3	4	5	5
Comprimento mínimo da cadeia	1	1	1	1
Conectância (C) $C=2L/S(S-1)$	0,06	0,06	0,07	0,08
Número de níveis tróficos	4	5	6	6

Ao se considerar ambos os riachos, o número de espécies tróficas, elos, a densidade de elos, o número de espécies basais e de topo e o número de predadores foram maiores na estação seca, ao passo que nenhum parâmetro foi mais elevado na estação chuvosa. Uma maior flutuação entre estações foi observada no riacho R1 devido ao aumento na razão presa/predador, comprimento máximo da cadeia e número de níveis tróficos, propriedades as quais não sofreram alterações sazonais no outro riacho. Apesar das diferenças, não foram observadas flutuações sazonais evidentes e algumas propriedades - como número de espécies intermediárias e número de presas - apresentaram flutuações divergentes entre os riachos; o único parâmetro que não apresentou variação alguma foi o comprimento mínimo da cadeia.

Discussão

No riacho R1 tanto a riqueza como a abundância foram maiores na estação seca, ao passo que no R2 esses parâmetros foram maiores na estação chuvosa; apesar dos dois riachos estarem inseridos no mesmo fragmento florestal, fazerem parte da mesma bacia e terem dimensões de habitat aproximados, no riacho R2 há maior predominância de substrato rochoso quando comparado ao riacho R1, em que a proporção de areia é maior. Muitos estudos apontam a influência do tipo de substrato sobre a entomofauna aquática (Resh & Rosenberg, 1984; Afonso & Henry 2002; Allan & Castilho, 2007) e alguns deles (Bueno et al., 2003; Kikuchi & Uieda, 2005) apontam que a riqueza e abundância de insetos geralmente é maior em riachos de fundo rochoso (quando comparada com o arenoso). Riachos de fundo arenoso geralmente são mais instáveis devido ao maior carreamento de partículas do substrato (Minshall 1984; Kikuchi & Uieda, 2005; Silveira et al., 2006; Allan & Castilho, 2007), dificultando a fixação dos macroinvertebrados bentônicos, o que explica o decréscimo da abundância dos mesmos durante a estação chuvosa. No riacho de fundo rochoso, por sua vez, os maiores valores de riqueza e abundância foram registrados na estação chuvosa, o que pode ser explicado em termos da maior estabilidade do substrato somada ao maior aporte de recursos de origem alóctone (como matéria orgânica, fragmentos vegetais e insetos terrestres), carregados para dentro do riacho com as chuvas (Gregory, 1992; Uieda & Kikuchi, 1995; Lowe-McConnell, 1999; Nakano & Murakami, 2001; Pusey & Arthington, 2003; Allan & Castilho, 2007; Uieda & Motta, 2007; Carvalho & Uieda, 2010).

Embora a riqueza e abundância de organismos de cada riacho tenham variado entre os períodos sazonais, as propriedades das teias alimentares apresentaram variações mais sutis. O número e a densidade de elos, por exemplo, foram maiores no período seco em ambos os riachos. Como o aporte de material alóctone geralmente é menor em condições de estiagem (Lowe-McConnell, 1999; Allan & Castilho, 2007), de fato seria esperado que houvesse um incremento de ligações tróficas entre os exemplares que foram amostrados dentro do riacho, explicando assim os resultados observados.

Também seria esperado que a conectância fosse maior no período seco como consequência do maior número de elos nesta estação somado ao maior número de espécies tróficas no período chuvoso (Hall & Raffaelli, 1991; Martinez, 1991; Tavares-Cromar & Williams, 1996). Contudo, o número de espécies tróficas diminuiu no período chuvoso e os valores de conectância encontrados no presente estudo mostraram divergências entre os riachos, corroborando estudos que mostram

que estas variáveis podem ser independentes (Warren, 1989; Dunne et al., 2002). As flutuações desses dois outros parâmetros foram mais sutis no riacho R1, onde a conectância permaneceu constante entre períodos amostrais. No R2, por sua vez, o número de elos diminuiu concomitantemente com o número de espécies tróficas, e um pequeno aumento na conectância foi observado.

Quando se trata de conectância, nem mesmo os autores que registram altos valores para esta propriedade (Thompson & Townsend, 2005) concordam em termos dos motivos que a explicam (*vide* Dunne et al., 2004 e Romanuk et al., 2006 para exemplos). Em contrapartida, os valores de conectância aqui registrados foram relativamente baixos (Mantel et al., 2004; Thompson & Townsend, 2005; Hernandez & Sukhdeo, 2008). Tal parâmetro é definido como sendo o número de interações tróficas realizadas dividido pelo número de ligações possíveis (Pimm et al., 1991) e, nesse contexto, uma das explicações para a baixa conectância pode ter sido o fato de muitos predadores terem se alimentado apenas das presas de maior abundância, de modo que muitos táxons que seriam presas em potencial permaneceram sem predadores.

Táxons sem predadores são considerados como espécies topo por definição (Pimm et al., 1991), gerando superestimativas (problema também apontado por Tavares-Cromar & Williams, 1996), pois ao seguir esta definição, necessária até como forma de padronização para comparações futuras, foram incluídas espécies que sabidamente são presas, como os efemerópteros *Tricorythodes*, *Baetodes* e *Cloeodes*, larvas de *Neelmsis* e *Microcylloepus*; os tricópteros *Macronema* e *Macrostemum* e até mesmo o quironomídeo *Polypedillum fallax*, as quais simplesmente não foram registradas nos conteúdos gástricos de nenhum outro animal amostrado. O número de espécies de topo foi maior no riacho R1, que apresentou maior variação sazonal; ao considerar os dois riachos, tal parâmetro foi maior no período seco, especialmente no riacho R1, talvez como consequência de um aumento na deriva ocasionado pelas chuvas (Lancaster et al., 1996), somado à maior instabilidade do substrato arenoso (Allan & Castilho, 2007).

O número de espécies basais, por sua vez, sofreu pequena variação sazonal nos dois riachos, sendo um pouco mais elevada durante o período seco. Apesar do esforço por atingir a mais detalhada resolução taxonômica dos organismos da base da cadeia, uma necessidade já apontada por outros autores (Martinez, 1991, 1993; Hall & Raffaelli, 1991, 1993; Thompson & Townsend, 2000), a proporção destes organismos foi menor do que o esperado de acordo com os padrões detectados em outras tramas (Pimm et al., 1991).

O número de espécies intermediárias foi maior do que seria esperado de acordo com os padrões da literatura e tal fato foi decorrente do grande número de espécies tróficas presentes no primeiro nível, que exploraram amplamente a matéria orgânica (ou FPOM) como principal fonte de alimento. Muitos estudos ressaltam a importância dessa fonte alimentar como base da cadeia trófica (Winemiller, 1990; Tavares-Cromar & Williams, 1996, Motta & Uieda, 2005), especialmente em riachos de mata como os aqui estudados (*vide* Closs & Lake, 1994 para mais exemplos), que de acordo com alguns autores apresentam baixa produtividade primária em decorrência do sombreamento oriundo da vegetação (Vannote et al., 1980; Lowe-McConnell, 1999).

De acordo com Mosisch et al. (2001) a disponibilidade de luz é um dos principais fatores que influenciam a produtividade primária autóctone e, apesar disso, alguns estudos têm evidenciado que, mesmo em riachos sombreados, a produção primária ainda é capaz de sustentar toda a cadeia trófica local (Douglas et al., 2005; Brito et al., 2006; Davies et al., 2008). Tal observação foi atribuída a fatores como a baixa densidade da cobertura da vegetação ripária (Lewis et al., 1995 *apud* Davies et al., 2008), elevada produção por microalgas autóctones (Brito et al., 2006) ou mesmo intensidade e ângulo do sol (Davies et al., 2008). No entanto, a maioria desses riachos estudados – nos quais a produtividade primária ainda foi capaz de sustentar a cadeia – apresentava de 11 a 16 metros de largura, de modo que a incidência de luz solar muito provavelmente era maior do que nos riachos R1 e R2, com largura média de 2,83 metros.

Apesar da produtividade primária não ter sido medida, a baixa diversidade e proporção de área ocupada por produtores, somada à baixa incidência dos mesmos em conteúdos gástricos, nos permite inferir que a produtividade primária é baixa nos riachos estudados, corroborando com o observado por Hill et al. (1995) e explicando a importância da matéria orgânica e fragmentos vegetais (CPOM) como fonte de alimento para espécies não predadoras. Estudos com o uso de isótopos de carbono têm evidenciado que, em riachos florestados, a contribuição de carbono das plantas C4 é de maior representatividade do que a de plantas C3 (Ferreira et al., 2011), podendo constituir a principal fonte autotrófica de energia para comunidades de peixes (Dos Anjos & Zuanon, 2011) e demonstrando, assim, a influência da cobertura do solo na zona ripária sobre as fontes energéticas (Ferreira et al., 2011).

O grande consumo de matéria orgânica também pode estar associado à elevada onivoria observada, uma constatação também feita por Hall & Raffaelli (1991), uma vez que este recurso foi consumido por espécies não-predadoras e também pelas predadoras. De modo geral, muitas

espécies de riachos neotropicais são generalistas quanto ao hábito alimentar (Uieda et al., 1997; Lowe-McConnell, 1999; Mazzoni & Rezende, 2003; Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007; Nowakowski et al., 2008) e mostram alto grau de consumo de matéria orgânica, já que se trata de um recurso abundante nesses sistemas (Closs & Lake, 1994).

Em riachos neotropicais florestados, a entrada de matéria orgânica constitui a principal fonte de energia da base das cadeias e sua entrada no sistema pode sofrer flutuações sazonais (Boulton et al., 2008), embora menos marcadas do que em ambientes temperados em detrimento da maior previsibilidade do tempo e magnitude da queda de folhas nesses ambientes (Wantzen et al., 2008). Além da entrada de folhas da mata adjacente, o tempo de permanência das mesmas em um dado ponto do riacho também pode sofrer influência sazonal, visto que o aumento da vazão e velocidade da correnteza, comum no período chuvoso, pode ocasionar um maior carreamento de *litter* (Boulton et al., 2008), conforme observado nos dois riachos aqui estudados. Apesar da entrada menos sazonal e, portanto, mais constante de folhas nos riachos tropicais, o uso dessas folhas como fonte de alimento é de menor representatividade, seja devido à sua menor palatabilidade ou devido às defesas que apresentam contra herbivoria (como rigidez e compostos secundários) (Boulton et al., 2008). Nesse contexto, a flutuação sazonal observada no acúmulo de *litter* em ambos os riachos estudados não parece ter consequências diretas sobre a biota, visto que a maioria dos insetos tidos como fragmentadores (como tricópteros, por exemplo) na verdade foi predadora.

De modo geral, não há um padrão bem definido no que diz respeito ao efeito – ou falta dele – de variações sazonais em riachos tropicais, ou mesmo se elas de fato existem em algumas regiões, como por exemplo, em riachos próximos à linha do Equador (Jacobsen et al., 2008). Em riachos tropicais onde diferenças sazonais estão presentes, geralmente há apenas dois períodos, um seco e um chuvoso, sendo o último marcado por enchentes e eventos imprevisíveis que podem levar a grandes modificações da biota, especialmente de invertebrados (Dudgeon, 2000), o que implicaria em uma maior riqueza e abundância durante o período seco em decorrência da menor deriva (p. ex. Jacobsen, 2008 e artigos lá citados). Apesar disso, o oposto foi constatado em outros estudos (*vide* Jacobsen et al., 2008 para exemplos), de modo que um padrão geral não pode ser estabelecido, especialmente em decorrência da estocasticidade da estrutura das assembleias durante o período chuvoso (Jacobsen, 2008). A área em que o presente estudo foi conduzido pode ser caracterizada pela ocorrência desses dois períodos com diferente pluviosidade – seco e chuvoso – conforme evidenciado pelo gráfico de pluviosidade apresentado na Figura 2, mas o efeito cumulativo das

chuvas tanto nos descritores limnológicos como na biota dos dois riachos estudados não foram de grande expressividade; isso provavelmente ocorreu em decorrência da atuação da floresta ripária como um *buffer* dos fatores ambientais, minimizando seu efeito sobre a biota aquática.

Assim, foi possível concluir que, apesar do registro de algumas flutuações sazonais nos atributos das comunidades – de forma diferenciada em cada riacho devido ao tipo fisionômico de cada local – ambos os riachos responderam de forma semelhante às flutuações sazonais com relação às propriedades das tramas, de modo que a pequena flutuação dos valores obtidos não é suficiente para sustentar a hipótese de que a sazonalidade de fato influencia a estrutura das tramas alimentares dos riachos estudados. Estes fatos indicam que, embora a estrutura das comunidades em riachos de áreas relativamente bem conservadas sofra alguma variação sazonal, as relações tróficas parecem se comportar de forma relativamente mais estável entre períodos sazonais.

Referências Bibliográficas

- Afonso, A. A. & R. Henry. 2002. Retention of particulate organic matter in tropical headstream. *Hydrobiologia*, 482: 161-166.
- Allan, J. D. & M. M. Castillo. 2007. Stream ecology structure and function of running waters. Springer Publishers, 2ª ed., 436p.
- Allan, J. D. & A. S. Flecker. 1993. Biodiversity conservation in running waters. *BioScience*, 43: 32-43.
- Boulton, A. J., Boyero, L., Covich, A. P., Dobson, M., Lake, S. & R. Pearson. 2008. Are tropical streams ecologically different from temperate streams? Pp. 257-284 *in* Dudgeon, D. (Ed.). Tropical stream ecology. Academic Press, London, 343p.
- Briand, F. & J. E. Cohen. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307: 264-267.
- Brito, E. F., Moulton, T. P., Souza, M. L. & S. E. Bunn. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, 31(5): 623-633.
- Bueno, A. A. P., Buckup, G. B. & B. D. P. Ferreira. 2003. Estrutura da comunidade de invertebrados bentônicos em dois cursos d'água do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1): 115-125.

- Carvalho, E. M. & V. S. Uieda. 2010. Input of litter in deforested and forested areas of a tropical headstream. *Brazilian Journal of Biology*, 70(2): 283-288.
- Casatti, L. & R. M. C. Castro. 1998. Fish community of the São Francisco river headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 9(3): 229-242.
- Ceneviva-Bastos, M. & L. Casatti. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 97(1): 7-15.
- Closs, G. P. & P. S. Lake. 1994. Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs*, 64(1): 1-21.
- Cohen, J. E., Briand, F. & C. M. Newman. 1990. Community food webs. Springer-Verlag, Berlin, 308p.
- Dos Anjos, M. B. & J. Zuanon. 2011. Fontes autotróficas de energia para a ictiofauna de igarapés de terra-firme na Amazônia Central. Pp. 256 *in* Ferreira, E. J. G., Amadio, S. A., Silva, C. P. D. & J. I. R. Porto. Livro de programação e resumos / XIX Encontro Brasileiro de Ictiologia, Manaus, 999p.
- Douglas, M. M., Bunn, S. E. & P. M. Davies. 2005. River and wetland food webs in Australia's wet-dry tropics: general principles and implications for management. *Marine and Freshwater Research*, 56: 329-342.
- Davies, P. M., Bunn, S. E. & S. K. Hailton. 2008. Primary production in tropical streams and Rivers. Pp. 23-43 *in* Dudgeon, D. (Ed.). Tropical stream ecology. Academic Press, London, 343p.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & N. D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- Dunne, J. A., Saleska, S. R., Fischer, M. L. & J. Harte. 2004. Integrating experimental and gradient methods in ecological climate change research. *Ecology*, 85: 904-916.
- Dudgeon, D. 2000. Large-scale hydrological changes in tropical Asia: prospects for riverine biodiversity. *BioScience*, 50: 793-806.
- Esteves, K. E. & J. M. R. Aranha. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. Pp. 157-182 *in* Caramaschi, É. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (Eds.). Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis, v. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, 276p.

- Ferreira, A., Cyrino, J. E. P. & L. A. Martinelli. 2011. Influência das zonas ripárias nas cadeias energéticas em riachos. Pp. 278 in Ferreira, E. J. G., Amadio, S. A., Silva, C. P. D. & J. I. R. Porto. Livro de programação e resumos / XIX Encontro Brasileiro de Ictiologia, Manaus, 999p.
- Gregory, K. J. 1992. Vegetation and river channel process interactions. Pp. 255-269 in Boon, P. J., Calow, P. & G. E. Petts (Eds.). River Conservation and Management. John Wiley & Sons Ltd., 470p.
- Hall, S. J. & D. G. Raffaelli. 1991. Food-web patterns: lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*, 60: 823-842.
- Hall, S. J. & D. G. Raffaelli. 1993. Food webs: theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24: 187-239.
- Hernandez, A. D. & M. V. K. Sukhdeo. 2008. Parasites alter the topology of a stream food web across seasons. *Oecologia*, 156: 613-624.
- Hill, W. R., Ryon, M. G. & E. M. Schilling. 1995. Light limitation in a stream ecosystem: responses by primary producers and consumers. *Ecology*, 76(4): 1297-1309.
- Jacobsen, D. 2008. Tropical high-altitude streams. Pp. 219-256 in Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical stream ecology*. Academic Press, London, 343p.
- Jacobsen, D., Cressa, C., Mathooko, J. M. & D. Dudgeon. 2008. Macroinvertebrates: composition, life histories and production. Pp. 66-106 in Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical stream ecology*. Academic Press, London, 343p.
- Kikuchi, R. M. & V. S. Uieda. 2005. Composição e distribuição dos macroinvertebrados em diferentes substratos de fundo de um riacho no município de Itatinga, São Paulo, Brasil. *Entomological Vectors*, 12(2): 193-231.
- Lancaster, J., Hildrew, A. G. & C. Gjerlov. 1996. Invertebrate drift and longitudinal transport processes in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 572-582.
- Lobón-Cerviá, J. & S. T. Bennemann. 2000. Temporal trophic shifts and feeding diversity in two sympatric, neotropical, omnivorous fishes: *Astyanax bimaculatus* and *Pimelodus maculatus* in Rio Tibagi (Paraná, Southern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie*, 149(2): 285-306.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. EDUSP, São Paulo, 534p.

- Mantel, S. K., Salas, M. & D. Dudgeon. 2004. Foodweb structure in a tropical Asian forest stream. *Journal of North America Benthological Society*, 23(4): 728-755.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61(4): 367-392.
- Martinez, N. D. 1993. Effects of resolution in food web structure. *Oikos*, 66: 403-412.
- Mazzoni, R. & C. F. Rezende. 2003. Seasonal diet shift in a Tetragonopterinae (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba river, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1): 69-74.
- Minshall, G. W. 1984. Aquatic insect – substratum relationships. Pp. 358-400 in Resh, V. H. & D. M. Rosenberg (Eds). *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger, New York, 625p.
- Mosisch, T., Bunn, S. E. & P. M. Davies. 2001. The relative importance of shading and nutrients on algal production in subtropical streams. *Freshwater Biology*, 46: 1269-1278.
- Motta, R. L. & V. S. Uieda. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology*, 30: 58-73.
- Nakano, S. & M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *PNAS*, 98(1): 166-170.
- Necchi, O. 2004. Amostragem de macroalgas bentônicas. Pp. 167-175 in Bicudo, C. E. M. & D. C. Bicudo (Eds.). *Amostragem em limnologia*. RiMa, São Carlos, 351p.
- Novakowski, G. C., Hahn, N. S. & R. Fugi. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, 6(4): 567-576.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. & J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Pinto-Coelho, R. M. 2004. Métodos de coleta, preservação, contagem e determinação de biomassa em zooplâncton de águas epicontinentais. Pp. 149-165 in Bicudo, C. E. M. & D. C. Bicudo (Eds.). *Amostragem em limnologia*. RiMa, São Carlos, 351p.
- Polis, G. A. & K. O. Winemiller. 1996. *Food webs integration of patterns e dynamics*. Kluwer Academic Publishers, London, 472p.
- Prejs, A. & K. Prejs. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia*, 71: 397-404.

- Pusey, B. J. & A. H. Arthington. 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54:1-16.
- Resh, V. H. & D. M. Rosenberg. 1984. The ecology of aquatic insects. Praeger Publishers, 1^a ed., New York, 625p.
- Romanuk, T. N., Vogt, R. J. & J. Kolasa. 2006. Nutrient enrichment weakens the stabilizing effect of species richness. *Oikos*, 114: 291-302.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50(1): 23-36.
- Schmid-Araya, J. M., Schmid, P. E., Robertson, A., Winterbottom, J., Gjerlov, C. & A. G. Hildrew. 2002. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1056-1062.
- Silveira, M. P., Buss, D. F., Nessimian, J. L. & D. F. Baptista. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2): 623-632.
- Tavares-Cromar, A. F. & D. D. Williams. 1996. The importance of temporal resolution in food web analysis: evidence from a detritus-based stream. *Ecological Monographs*, 66(1): 91-113.
- Thompson, R. M. & C. R. Townsend. 2000. Is resolution the solution? The effect of taxonomic resolution on the calculated properties of three stream food webs. *Freshwater Biology*, 44: 413-422.
- Thompson, R. M. & C. R. Townsend. 2005. Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*, 108: 137-148.
- Uieda, V. S. & R. M. Kikuchi. 1995. Entrada de material alóctone (detritos vegetais e invertebrados terrestres) num pequeno curso d'água corrente na Cuesta de Botucatu, São Paulo. *Acta Limnológica Brasiliensia*, 7: 105-114.
- Uieda, V. S., Buzzato, P. & R. M. Kikuchi. 1997. Partilha de recursos alimentares em peixes de um riacho de serra no sudeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69: 243-252.
- Uieda, V. S. & R. L. Motta. 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnológica Brasiliensia*, 19(1): 15-30.

- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Wantzen, K. M., Yule, C. M., Tockner, K. & W. J. Junk. 2008. Riparian wetlands of tropical streams. Pp. 199-218 *in* Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical stream ecology*. Academic Press, London, 343p.
- Warren, P. H. 1989. Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. *Oikos*, 55: 299-311.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60(3): 331-367.
- Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53: 267-296.

CAPÍTULO II

“O SOMBREAMENTO INFLUENCIA A ESTRUTURA DE
COMUNIDADES E SUAS INTERAÇÕES TRÓFICAS EM
RIACHOS?”

Resumo

Manipulações experimentais em campo podem revelar os papéis da interação entre espécies na organização de comunidades em riachos, permitindo a obtenção de dados de relações causa-efeito provenientes das variáveis manipuladas. Em riachos desmatados, a incidência luminosa pode levar à elevada produtividade primária que, por sua vez, sustentaria a estrutura trófica local. Neste contexto, o objetivo do presente estudo foi avaliar, com o uso de uma abordagem experimental, o efeito do sombreamento sobre a estrutura da comunidade do riacho e suas interações tróficas. O experimento foi conduzido em dois trechos (30 metros cada) de um riacho de pastagem, um que permaneceu aberto (controle) e outro que foi coberto com telas que simulam 75% de sombreamento (tratamento). Os dois trechos foram amostrados antes da instalação das telas (agosto/2007) e reamostrados 21 meses depois. Foram amostradas algas, macrófitas, macroinvertebrados, plâncton, meiofauna e peixes. Para a montagem das teias alimentares foram construídas matrizes binárias com base em análises de dieta; parâmetros e propriedades foram calculados para comparações entre as mesmas. A estrutura das assembleias foi avaliada por meio de análise de ordenação (NMDS). Foram identificados 7.556 indivíduos de 148 táxons. Antes da instalação das telas, o trecho controle apresentou menor riqueza (62), abundância (902) e porcentagem de substrato ocupada por produtores (83%) quando comparado ao trecho tratamento (78 espécies, 2.215 indivíduos, 96%). Após o período experimental, o trecho tratamento apresentou menor riqueza (47), abundância (1.564) e menor porcentagem de substrato ocupado por produtores (18%_{tratamento}) do que o controle (58 espécies, 2.629 indivíduos, 46%_{controle}). O número de espécies basais foi maior no trecho controle, juntamente com o número de espécies, elos, densidade de elos, conectância e razão presa/predador. Apesar dessas diferenças, ambos os trechos sofreram modificações por estarem sob as mesmas influências abióticas, especialmente assoreamento, de modo que os trechos foram mais similares entre períodos do que entre tratamentos experimentais, conforme revelado pela análise de ordenação. Tal observação foi confirmada pela complexidade das teias, maior nos períodos anteriores, com decréscimo dos valores de todos os parâmetros, exceto conectância, após os 21 meses; espécies de maior porte (como *Hoplias malabaricus*) ou mais sensíveis (como *Cyphocharax vanderii*) não foram reamostradas, ao passo que táxons tolerantes (como *Poecilia reticulata*) tornaram-se dominantes. Assim, estes resultados mostram que, em um período relativamente curto, apesar das influências do assoreamento, a cobertura de fato influenciou a estrutura da comunidade e das teias alimentares do riacho estudado.

Palavras-chave: riachos, cobertura, alimentação, onivoria

Introdução

Há tempos a ecologia tem sido predominantemente descritiva no que diz respeito à estrutura e dinâmica das comunidades; nos últimos anos, contudo, muitos ecólogos têm realizado estudos que envolvem manipulação experimental de alguns atributos das comunidades (Uieda, 1999; Effenberger et al., 2008; Schneider & Winemiller, 2008; Carey & Wahl, 2010), de modo a possibilitar o isolamento de certos parâmetros a serem avaliados, com o fim de compreender até que ponto os mesmos podem interferir na estrutura e dinâmica de comunidades naturais. Experimentos realizados em campo podem gerar resultados para avaliação das respostas de uma comunidade ao longo do tempo frente interferências antrópicas (p.ex., Robinson et al., 2002), como também para avaliar atributos específicos das comunidades como, por exemplo, o efeito do sombreamento e da manipulação de nutrientes sobre comunidades perifíticas (Mosisch et al., 1999), o efeito do sombreamento na temperatura em pequenos riachos (Johnson, 2004), ou o efeito da adição ou remoção de espécies (Motta & Uieda, 2008). Independentemente do contexto, manipulações experimentais podem revelar os papéis da interação entre espécies e do processo de colonização na organização de comunidades de riachos (Townsend, 1989; Raffaelli, 2005) por permitirem a obtenção de dados de relações causa-efeito provenientes das variáveis manipuladas (Motta & Uieda, 2002).

Quando toda a comunidade é estudada em um contexto de tramas alimentares, relações causa-efeito podem tornar-se mais evidentes, pois cada nível trófico está relacionado aos níveis superiores e inferiores ao mesmo (Brett & Goldman, 1996), direta ou indiretamente (Winemiller, 2007), de modo que a propagação de um dado efeito por vários níveis tróficos caracteriza a chamada cascata trófica. Esta teoria tem sido envolvida na controvérsia sobre as forças que determinam a estrutura trófica aquática (se são *bottom-up* ou *top-down*) (Brett & Goldman, 1996). Em cascatas tróficas verdadeiras, a influência *top-down* é combinada com a forte influência *bottom-up* através da trama alimentar para produzir o forte entrelace entre processos de populações, comunidades e ecossistemas (Power, 1992; Strong, 1992). Quando se trata de ecossistemas de riachos, os recursos disponibilizados pela produtividade primária constituem a base autóctone das tramas alimentares, mas em locais com grande sombreamento (como riachos de cabeceira com vegetação ripária abundante) a produção primária bruta é reduzida, levando à dependência do aporte de material alóctone para consumo (Nakano & Murakami, 2001).

De modo geral, muitos autores apontam a importância das florestas ripárias para as comunidades de riachos (Gregory, 1992; Pusey & Arthington, 2003; Sweeney et al., 2004; Kikuchi & Uieda, 2005), sendo que a remoção deste tipo de cobertura vegetal na zona ripária é danosa à biota aquática (Resh et al., 1988; Belsky et al., 1999; Harding, 2003; Casatti, 2010). Apesar disso, nesse tipo de situação os produtores proliferam em razão do aumento de incidência solar, temperatura e nutrientes, incrementando a abundância de algas e macrófitas aquáticas e, consequentemente, a produtividade primária (Esteves, 1998; Raven et al., 2001; Pusey & Arthington, 2003; Amaral et al., 2008). Nesse contexto, a remoção da floresta ripária pode afetar as comunidades aquáticas através da mudança da base energética do riacho de alóctone para autóctone (Stone & Wallace, 1998) e o tipo de força que determina a estrutura trófica aquática pode mudar de *top-down* para *bottom-up*.

No Estado de São Paulo, a vegetação original apresenta-se reduzida a 13,94% da área originalmente ocupada (Nalon et al., 2008) e boa parte desse desmatamento resulta do uso da terra para pastagens, especialmente na região noroeste do estado; riachos nela situados apresentaram integridade física com elevado desvio da condição referência (Casatti et al., 2006), sendo raros os casos em que a mata ciliar encontra-se presente. Praticamente a metade dos riachos da região tem suas margens e leito tomados por gramíneas (Casatti et al., 2009), indicando grande possibilidade de estruturação por mecanismos *bottom-up*. Dada a recorrência desse tipo de alteração antrópica, entender como a remoção da cobertura florestal ripária influencia a estrutura e dinâmica dos ambientes de riachos é de crítica importância (Moore & Palmer, 2005). O presente estudo foi realizado sob a hipótese de que o sombreamento influencia a estrutura das comunidades locais e suas interações tróficas pelo decréscimo da produtividade primária. Assim, nosso objetivo geral foi estudar dois trechos de um riacho situado em matriz de pastagem, desprovidos de cobertura florestal ripária, e cobrir experimentalmente um deles para avaliar o como o sombreamento influencia a riqueza e abundância de espécies e a estrutura das tramas alimentares. Para tanto, os objetivos específicos foram: (i) identificar os grupos de produtores e consumidores, presentes nos dois trechos (controle e tratamento) em período anterior à montagem do experimento, de forma a obter a relação mais completa possível das espécies tróficas nesses sistemas; (ii) verificar, experimentalmente, a influência do sombreamento sobre a comunidade de riacho e parâmetros das tramas alimentares através de análises de dieta das espécies tróficas.

Materiais e métodos

1. Área de estudo

O riacho estudado (Córrego do Tatu, Figura 1) foi selecionado por representar um típico riacho de pastagem na região noroeste do Estado de São Paulo, com canal estreito, de baixa profundidade, substrato predominantemente arenoso e presença de gramíneas em contato com a água; é também caracterizado pela total ausência de qualquer cobertura florestal ripária e, consequentemente, elevada incidência luminosa. O riacho está inserido no Planalto Ocidental Paulista, região de planícies cuja formação sedimentar por areia e argila fluviais inconsolidadas confere a este tipo de relevo elevado potencial erosivo (IPT, 1999).

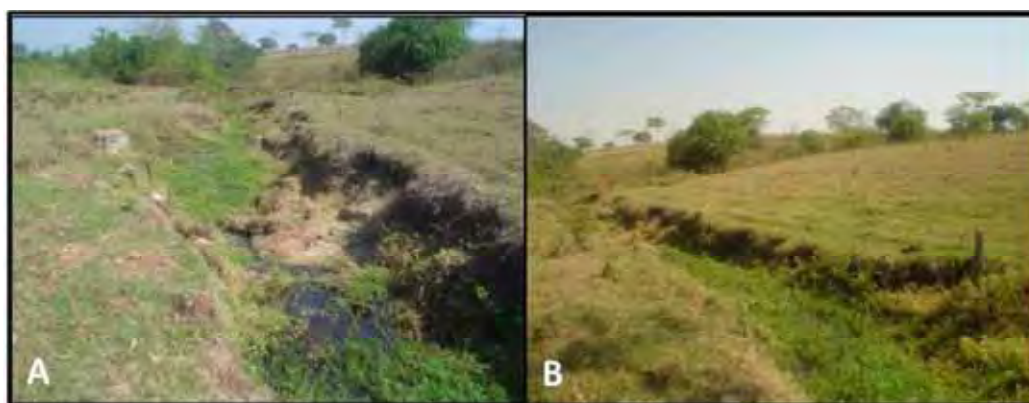


Figura 1. Vista geral dos trechos amostrados do Córrego do Tatu (20°46'45.7"S 49°34'52.2"W) município de Vila Nova, São Paulo, Brasil, antes da montagem do experimento. A – trecho controle; B – trecho tratamento.

2. Amostragens e montagem da cobertura

As amostragens foram realizadas em dois trechos, um aberto (controle) e um coberto (tratamento) de 30 m cada, separados 20 m entre si, divididos em sete transectos equidistantes (5 m) para padronização dos diferentes métodos de amostragem, tanto dos descritores de habitat e estrutura interna do canal como da fauna e flora. Os descritores físicos e químicos da água (condutividade, pH, turbidez, oxigênio dissolvido e temperatura) foram mensurados com equipamento eletrônico Horiba®, modelo U-10. Dentre os descritores físicos e estruturais, foram mensurados: largura, profundidade e velocidade da corrente, esta última avaliada em três pontos ao longo de cada transecto por 30 segundos, com três réplicas em cada ponto; também foi avaliada, por meio de estimativas visuais e com o auxílio de visores, a composição percentual de tipos de substrato (como

areia, silte, cascalho) e a porcentagem de ocupação do substrato por produtores, ambos ao longo de todo o trecho.

Os dois trechos foram amostrados em agosto de 2007, antes da instalação do experimento. Para a instalação da cobertura telada, pontaletes de eucalipto foram posicionados (enterrados cerca de um metro) nos dois lados dos barrancos do trecho a ser coberto; uma armação de arame grosso foi montada ligando os pontaletes (Figura 2A) e, junto à mesma, as telas de sombreamento (igual a 70%, semelhante ao sombreamento oriundo da mata ripária) foram costuradas com arame fino, promovendo grande resistência à estrutura (Figura 2B). Cinco metros adicionais à montante e à jusante do trecho de 30 m também foram cobertos - buscando-se minimizar o efeito de borda. Os dois trechos foram reamostrados 21 meses após a instalação da cobertura telada, tempo que julgamos necessário, depois de efetuadas visitas periódicas ao local para verificação e manutenção das telas, para o ajuste da comunidade às novas condições de sombra.



Figura 2. Montagem da cobertura experimental no Córrego do Tatu. A – Pontaletes e armação de arame; B – trecho coberto com as telas de sombreamento (tratamento).

Cada trecho foi dividido em sete transectos equidistantes para padronização dos diferentes métodos de amostragem empregados para cada tipo de organismo. Organismos planctônicos foram amostrados em todos os transectos com rede de plâncton de malha de 45 μ m (conforme Pinto-Coelho, 2004); macroalgas bentônicas e macrófitas foram amostradas nos transectos ímpares usando-se uma combinação do método do quadrado com o da transeção de linha (adaptado de Necchi, 2004); macroinvertebrados bentônicos foram amostrados com Surber de malha com 250 μ m (nos transectos ímpares) e rede D (ao longo de todo o trecho); meiofauna foi amostrada nos transectos pares com um tubo de PVC, enterrado cerca de 20 cm no substrato; peixes foram amostrados com duas passagens de pesca elétrica ao longo do trecho e os invertebrados amostrados com a tal metodologia também foram contabilizados. Amostragens qualitativas de

perifiton (epifiton, epilíton e epipélton) e outros organismos localizados fora dos quadrados foram realizadas ao longo de todo o trecho. Os pontos de amostragem de cada grupo ao longo do trecho estão representados na Figura 3.

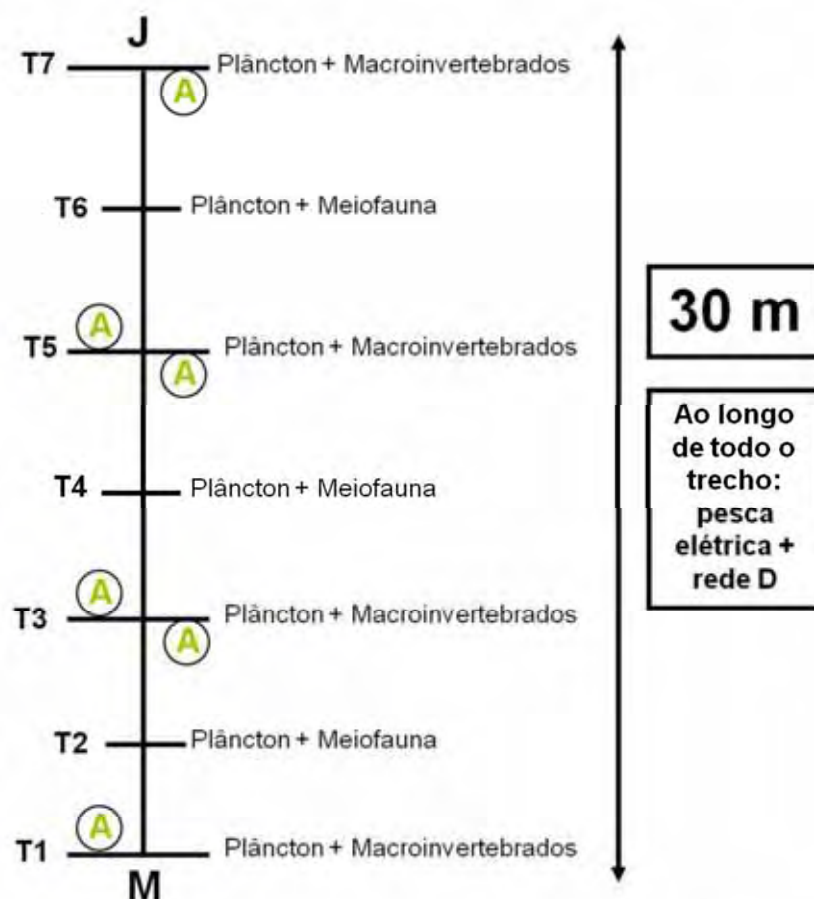


Figura 3. Esquema de amostragem no Córrego do Tatu; J = jusante; M = montante; T = transecto; A = pontos de amostragem de algas; a posição do texto indica em quais transectos foram amostrados plâncton, macroinvertebrados e meiofauna.

As amostras de plâncton, macroalgas bentônicas, macrófitas e perifiton foram fixadas em solução de formaldeído a 4%, ao passo que os macroinvertebrados nectônicos e peixes foram fixados em solução de formaldeído a 10% e, após 72 horas, transferidos para etanol 70%, onde permaneceram conservados. Todo o material amostrado foi identificado com a menor resolução taxonômica possível, a maioria em nível de gênero ou espécie, e especialistas foram consultados para confirmação das identificações.

3. Análises

A riqueza e abundância de organismos heterotróficos foram avaliadas nos dois trechos nos dois períodos, assim como a porcentagem de ocupação do substrato por produtores. Os componentes da diversidade (riqueza e uniformidade) foram representados para produtores, invertebrados e peixes, através de curvas de distribuição da abundância de espécies (ou curva de importância de espécies cf. Brower & Zar, 1984), método selecionado por permitir a comparabilidade da distribuição das abundâncias entre comunidades distintas (McGill et al., 2007), no caso, amostradas com diferentes métodos. A representação gráfica (*abundance plot*) das curvas foi obtida com o auxílio do programa BioDiversity Pro (McAleece et al., 1997) e a avaliação do modelo que melhor representa os dados (para cada comunidade em cada amostra), foi testada para cada modelo (log normal, log series, geométrico, *broken stick*) no programa PAST (Hammer et al., 2001). O teste dos modelos foi feito por meio da comparação, através do teste χ^2 , entre as frequências esperadas e as obtidas; neste caso, valores de p não significativos implicam no aceite do modelo testado, visto que os dados observados não diferem significativamente dos previstos pelo modelo (Magurran, 2004). A estrutura das assembleias foi avaliada por meio de uma análise de ordenação (NMDS) no programa Primer 6.0 (Clarke & Gorley, 2006) e uma análise de redes foi conduzida com o programa Ucinet6 (Borgatti et al., 2002) para avaliar a associação da ocorrência de cada táxon em cada uma das quatro amostras (controle e tratamento, antes e depois).

4. Análises de dieta e montagem das tramas

A dieta de todos os organismos heterotróficos coletados foi determinada através da análise de conteúdos gástricos e os itens alimentares foram identificados com a menor resolução taxonômica possível (espécie trófica) para o estabelecimento dos elos das cadeias; os macroinvertebrados foram decapitados e o tubo digestivo completo foi removido por meio de incisão ventral, assim como o foram os estômagos dos peixes. O conteúdo alimentar de hemípteros predadores não pôde ser identificado devido à dieta líquida desses animais (aparelho bucal sugador).

Todas as espécies amostradas e submetidas às análises de dieta foram utilizadas para a construção das tramas alimentares. Primeiramente, foram construídas matrizes binárias (uma para cada amostra) de interações entre predador e presa, com todas as espécies nas linhas e nas colunas, de modo que a presença de interação entre ambos, com base na análise de dieta, indicada na matriz como “1”, equivale a um elo da rede trófica (Cohen et al., 1990).

Após a montagem das matrizes os seguintes parâmetros foram calculados (de acordo com Pimm et al., 1991): número de espécies tróficas (S), número de elos (L), densidade de elos (L/S), número de espécies intermediárias (que possuem tanto presas como predadores), número de espécies de topo (que possuem presas, mas não predadores), número de presas (soma das espécies intermediárias e basais), número de predadores (soma das espécies intermediárias e de topo), razão presa/predador, comprimento máximo da cadeia (calculado pelo número máximo de elos entre uma espécie basal e uma de topo), comprimento mínimo da cadeia (número mínimo de elos entre uma espécie basal e uma de topo) e conectância, dada por $C = 2L/S(S-1)$.

É importante mencionar que o parâmetro “número de espécies basais” não corresponde necessariamente ao das espécies que, de fato, estão na base da cadeia, já que tal parâmetro é definido como espécies que possuem predadores, mas não presas (Pimm et al., 1991). Seguindo a definição, todas as espécies “não predadoras” (tais como as que não foram coletadas, mas foram registradas em conteúdos gástricos e as que estavam de tubo digestivo vazio) seriam posicionadas como espécies basais. Assim, para evitar esta interpretação equivocada, base da cadeia no presente estudo foi dada por produtores (como diatomáceas e macroalgas), FPOM (matéria orgânica fina particulada), CPOM (matéria orgânica grossa particulada, constituída principalmente por fragmentos de origem vegetal), fungos (hifas e esporos de Hyphomycetes e Oomycetes), raízes finas em rede (oriundas da vegetação ripária, presentes em tufo sob os barrancos), sementes e invertebrados terrestres (apesar dos invertebrados terrestres não serem organismos de base nas cadeias terrestres, podem ser considerados como base para a cadeia dos riachos, visto que entram como recurso alóctone – assim como as sementes – para invertebrados aquáticos e peixes) (Martinez, 1991).

Resultados

Com relação aos descritores físicos e químicos amostrados, as principais diferenças observadas deram-se entre períodos, com destaque para a diminuição na profundidade média e vazão dos trechos controle e tratamento no período após os 21 meses de sombreamento (Tabela I).

Tabela I. Descritores físicos e químicos amostrados no Córrego do Tatu nos trechos tratamento e controle, antes e 21 meses depois da montagem do experimento.

	Controle pré	Tratamento pré	Controle pós	Tratamento pós
OD (mg/L)	3,9	3,9	7,3	7,3
pH	7,29	7,29	6,81	6,81
Condutividade (mS/cm)	70	70	137	137
Turbidez (NTU)	28	28	5	5
Temperatura (°C)	22,6	22,6	20,4	20,4
Largura (m)	2,30	1,36	0,73	1,07
Profundidade (m)	0,20	0,18	0,06	0,06
Área (m ²)	5,75	1,90	1,90	1,90
Velocidade (m/s)	0,19	0,23	0,43	0,33
Vazão (m ³ /s)	0,02	0,02	0,01	0,01
Área superficial (m ²)	67,48	41,40	41,40	41,40
Volume (m ³)	13,50	7,65	2,40	2,62

No total, 113 produtores e consumidores foram identificados nas quatro amostragens (quando somadas todas as metodologias empregadas para coleta). Dentre os táxons mais abundantes (Tabela II), destacaram-se os peixes *Astyanax altiparanae*, *Geophagus brasiliensis* e *Poecilia reticulata* e os invertebrados *Hyalella*, *Simulium*, *Cricotopus*, *Americabaetis*, *Traverhyphes*, *Belostoma*, *Smicridea*, *Melanoides* e *Oligochaeta*; *Simulium* foi o que apresentou maior e mais conspícua dominância entre as amostras, contribuindo com 10%, 48%, 59% e 61% da abundância relativa amostrada no trecho controle e tratamento antes e após o experimento, respectivamente.

Com relação aos produtores, a riqueza foi semelhante nos dois trechos antes da montagem do experimento e no trecho controle após 21 meses, mas menor no trecho tratamento após esse período. Os menores valores de porcentagem de substrato ocupado por produtores foram encontrados no trecho tratamento após 21 meses (Figura 4). Apesar da diminuição da porcentagem de ocupação do substrato ter ocorrido em ambos os trechos após o período experimental (no trecho controle passou de um total de 83% para 47% do que havia inicialmente e, no tratamento, de 96% para 19% do inicial), a mesma foi mais expressiva no trecho tratamento, no qual restaram apenas 19% dos produtores (enquanto no controle, restaram 55%).

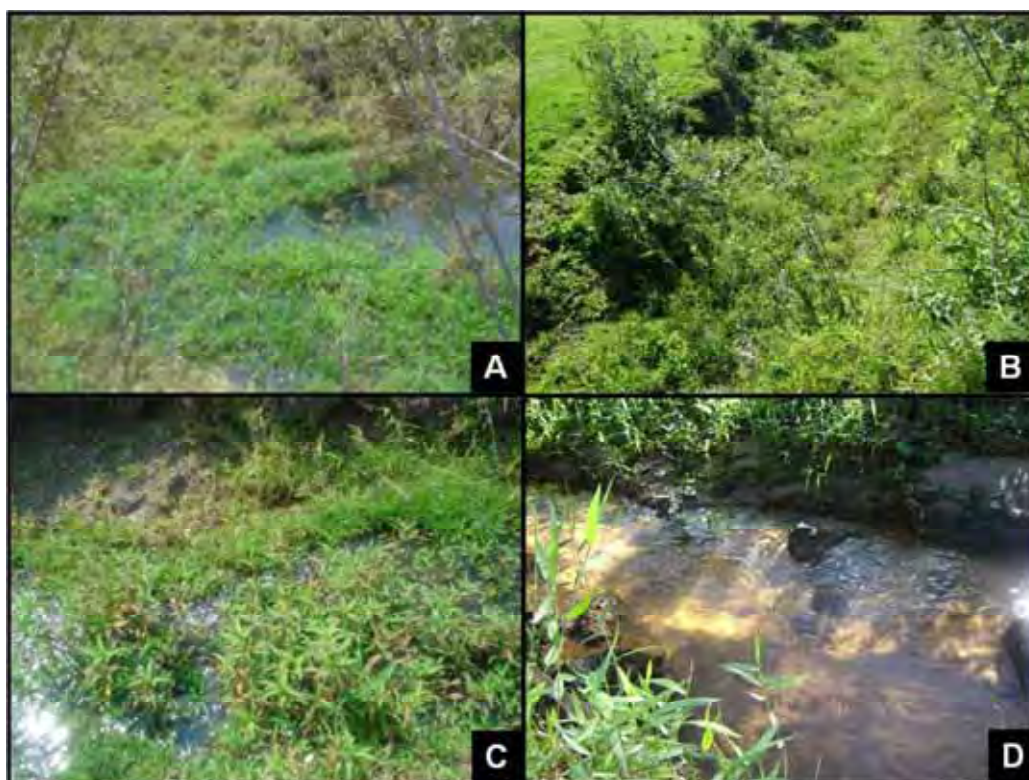


Figura 4. Fotos dos trechos estudados do Córrego do Tatu nos períodos antes (A e C) e depois dos 21 meses de experimento (B e D). A – Trecho controle pré-experimento; B – trecho controle após os 21 meses; C – trecho tratamento antes da montagem das telas; D – trecho tratamento após 21 meses de sombreamento.

Tabela II. Lista de espécies tróficas, riqueza e abundância de produtores e consumidores amostrados no Córrego do Tatu. Valores de abundância das espécies marcadas com * são referentes à porcentagem de cobertura do trecho total dos riachos amostrados.

	Espécie trófica	Controle pré	Tratamento pré	Controle pós	Tratamento pós
Produtores					
Cyanophyceae	<i>Phormidium*</i>	0	17	7	10
Xanthophyceae	<i>Vaucheria*</i>	28	16	20	0
Chlorophyceae	<i>Oedogonium*</i>	7	0	3	3
Zygnematophyceae	<i>Spyrogira*</i>	0	0	1	0
Poaceae	<i>Brachiaria*</i>	8	47	16	5
	<i>Luziola*</i>	40	3	0	0
Polygonaceae	<i>Polygonum*</i>	0	13	0	0
Annelida					
	Oligochaeta	0	0	55	31
	Hirudinea	0	0	3	0
Turbellaria					

Continua

	Espécie trófica	Controle pré	Tratamento pré	Controle pós	Tratamento pós
	Planariidae	0	0	2	0
Mollusca					
Planorbiidae	<i>Biomphalaria</i>	0	0	4	3
	<i>Drepanotrema</i>	0	0	1	0
Hydrobiidae	gen. ind.	0	0	1	10
Thiaridae	<i>Melanoides</i>	0	0	53	76
Arthropoda					
	Collembola	0	0	1	0
Crustacea					
Amphipoda	<i>Hyalella curvispina</i>	0	0	164	104
Decapoda	<i>Macrobrachium acanthurus</i>	4	10	2	14
Diptera					
Chironomidae	<i>Ablabesmyia (Karelia)</i>	8	11	0	0
	<i>Ablabesmyia gr. annulata</i>	0	4	0	0
	<i>Chironomus</i>	0	0	5	1
	<i>Chironomus gr. riparius</i>	1	0	0	0
	<i>Corynoneura</i> sp1	0	1	0	0
	<i>Cricotopus</i> sp1	60	47	218	97
	<i>Cryptochironomus</i> sp2	0	0	4	2
	<i>gr. Thienemannimyia</i>	0	1	24	2
	<i>Nanocladius</i>	0	1	0	0
	<i>Nimbocera</i> sp3	0	1	0	0
	<i>Onconeura</i>	2	6	42	22
	<i>Parachironomus</i>	1	2	0	0
	<i>Parametriocnemus</i>	2	49	14	3
	<i>Pentaneura</i>	2	4	2	2
	<i>Rheotanytarsus</i> sp1	1	2	1	4
	<i>Tanytarsus</i>	0	1	0	0
	<i>Thienemanniella</i> sp1	8	4	1	0
Ceratopogonidae	gen. ind.	0	1	1	0
	<i>Atrichopogon</i>	1	1	0	1
Culicidae	gen. ind.	2	5	0	0
Dolichopodidae	gen. ind.	3	2	0	0
Empididae	gen. ind.	2	1	19	3
Simuliidae	<i>Simulium</i>	86	1058	1547	957
Stratiomyidae	gen. ind.	1	0	27	4
Tabanidae	gen. ind.	0	11	4	2
Tipulidae	gen. ind.	2	1	1	6
Ephemeroptera					
Baetidae	<i>Americabaetis</i>	47	206	214	68
	<i>Baetodes</i>	33	1	0	0
	<i>Callibaetis</i>	6	10	0	0
	<i>Waltzohyphius</i>	2	0	0	0

Continua

	Espécie trófica	Controle pré	Tratamento pré	Controle pós	Tratamento pós
Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	1	1	0	0
	<i>Ulmeritoides</i>	1	0	0	0
Caenidae	<i>Caenis</i>	26	63	28	11
Leptohyphidae	<i>Traverhyphes</i>	44	227	32	1
	<i>Tricorythodes</i>	3	9	1	1
Trichoptera					
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	1	14	0	0
Policentropodidae	<i>Cynellus</i>	2	9	0	0
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	0	3	0	0
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	48	31	1	0
	<i>Macronema</i>	7	27	0	0
	<i>Macrostemum</i>	0	1	0	0
	<i>Smicridea</i>	26	72	2	0
Odontoceridae	<i>Marilia</i>	0	2	0	0
Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>	1	0	0	0
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	0	1	0	0
Coleoptera					
Elmidae	<i>Macrelmis</i>	4	2	1	0
	<i>Heterelmis</i>	8	2	0	0
	<i>Hexacylloepus</i>	6	5	2	0
Gyrinidae	gen. ind.	0	1	0	0
Hydrophilidae	gen. ind.	3	14	14	4
Hydrochidae	gen. ind.	1	1	0	0
Hydraenidae	gen. ind.	0	6	0	0
Luthrochidae	gen. ind.	1	0	0	0
Noteridae	gen. ind.	0	0	2	0
Torridincolidae	gen. ind.	0	1	0	0
Hemiptera					
Naucoridae	<i>Ambrysus</i>	2	18	13	5
	<i>Limnocoris</i>	0	1	2	0
	<i>Ctenipocoris</i>	0	0	1	0
Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	40	60	9	6
Gerridae	<i>Limnogonus</i>	0	2	0	0
	<i>Ovatametra</i>	1	1	0	0
	<i>Rheumatobates</i>	1	0	0	0
Veliidae	<i>Paravelia</i>	0	1	0	0
	<i>Rhagovelia</i>	17	25	0	2
	<i>Stridulivelia</i>	0	2	0	0
Lepidoptera					
Pyralidae	gen. ind.	6	7	0	1
Megaloptera					
Corydalidae	<i>Corydalus</i>	1	8	1	1
Odonata					
Coenagrionidae	<i>Argia</i>	10	1	0	0

Continua

	Espécie trófica	Controle pré	Tratamento pré	Controle pós	Tratamento pós
	gen. ind.	11	18	0	0
Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	17	16	0	0
Libellulidae	<i>Brechmorhoga</i>	15	13	5	1
	<i>Cannaphila</i>	0	0	2	1
	<i>Diastops</i>	0	1	0	0
	<i>Elasmothermis</i>	7	16	0	0
	<i>Erythrodiplax</i>	3	10	0	0
	<i>Perithemis</i>	0	0	2	0
Gomphidae	<i>Gomphoides</i>	0	1	0	0
	<i>Peruviogomphus</i>	0	0	2	2
	<i>Phyllocycla</i>	1	2	5	2
	<i>Phyllogomphoides</i>	0	0	0	2
	<i>Zonophora</i>	0	0	0	4
Plecoptera					
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	3	2	0	0
Pisces					
Callichthyidae	<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>	1	8	14	8
	<i>Corydoras aeneus</i>	0	0	3	1
Characidae	<i>Astyanax altiparanae</i>	117	2	0	2
	<i>Oligosarcus pinto</i>	56	3	9	0
	<i>Cyphocharax vanderi</i>	21	0	0	0
Cichlidae	<i>Cichlasoma paranaense</i>	0	3	0	0
	<i>Geophagus brasiliensis</i>	69	2	7	4
	<i>Oreochromis niloticus</i>	1	0	2	1
Gymnotidae	<i>Gymnotus carapo</i>	19	14	1	2
Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>	0	1	0	0
Loricariidae	<i>Hypostomus ancistroides</i>	1	6	7	5
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	0	1	2	1
Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	26	43	50	85
Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>	0	0	1	0
	Abundância total	903	2221	2631	1565
	Riqueza	66	82	60	48

De modo geral, as relações entre riqueza e dominância das comunidades demonstram uma distribuição relativamente equitativa, com exceção da predominância de *Simulium* na maioria das amostras da comunidade de invertebrados (Figuras 5, 6 e 7). A distribuição das abundâncias de algumas comunidades não seguiu nenhum modelo em decorrência do baixo número de amostras para análise; as curvas da comunidade de invertebrados seguiram o modelo log normal e as dos peixes, log series.

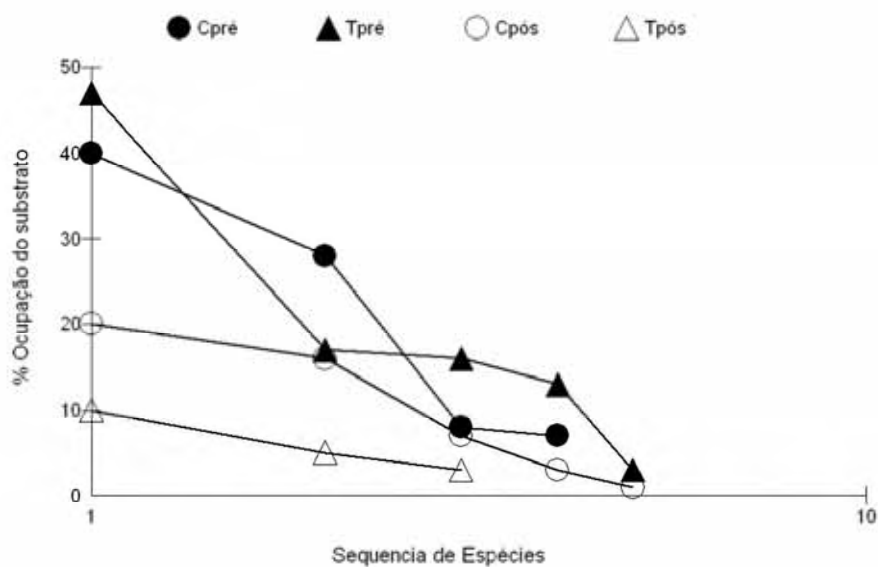


Figura 5. Curva de importância de produtores nos trechos controle e tratamento do Córrego do Tatu, antes e após os 21 meses de experimento (Cpré, Tpré, Cpós e Tpós, respectivamente).

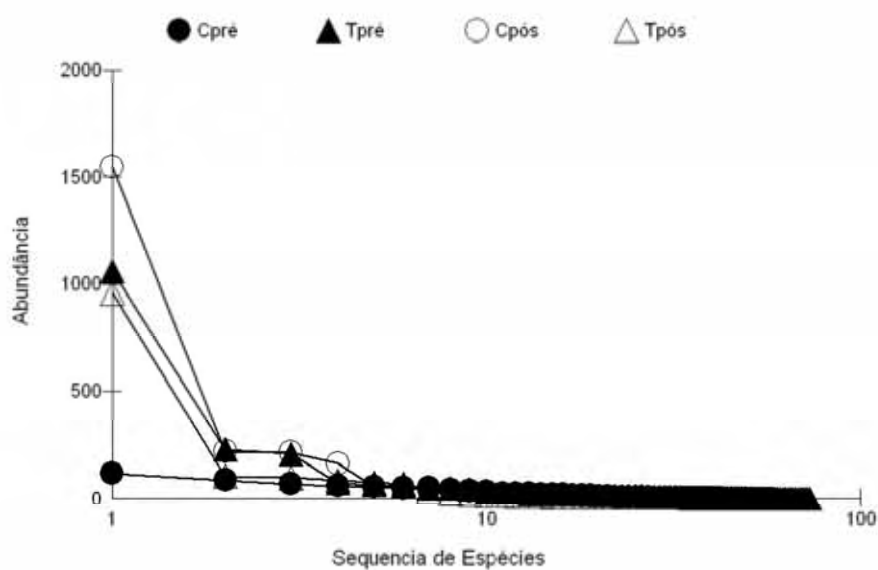


Figura 6. Curva de importância de consumidores invertebrados nos trechos controle e tratamento do Córrego do Tatu, antes e após os 21 meses de experimento (Cpré, Tpré, Cpós e Tpós, respectivamente).

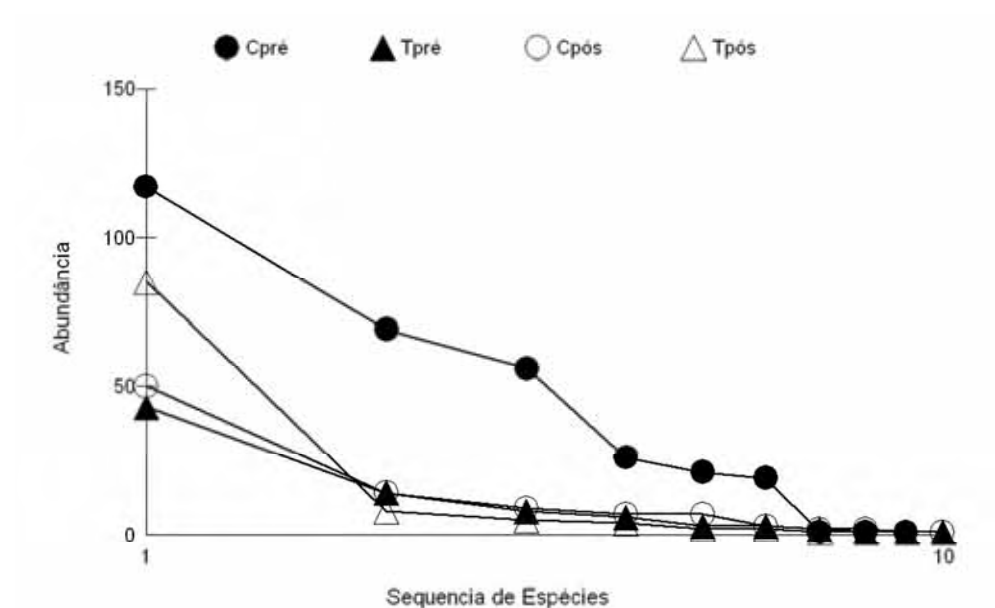


Figura 7. Curva de importância de consumidores vertebrados (peixes) nos trechos controle e tratamento do Córrego do Tatu, antes e após os 21 meses de experimento (Cpré, Tpré, Cpós e Tpós, respectivamente).

A análise de ordenação (NMDS) revelou que, assim como observado para os valores de diversidade entre amostras, a estrutura das comunidades como um todo foi mais similar entre períodos do que entre tratamentos experimentais, tanto para produtores como para consumidores (Figura 8).

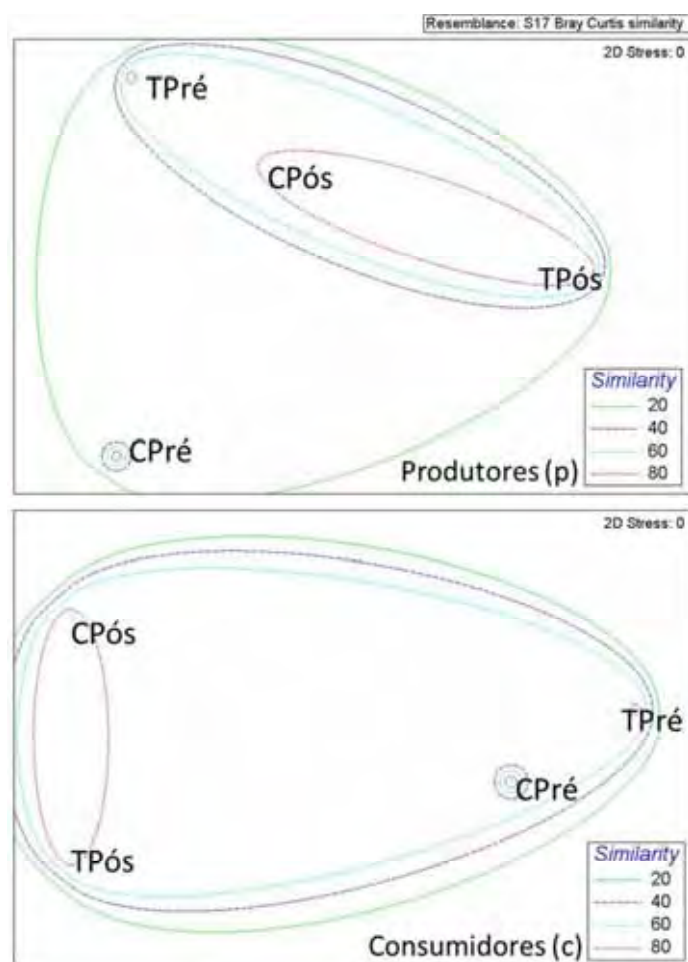


Figura 8. Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS), para comunidades de produtores e consumidores, com as quatro amostras do Córrego do Tatu: CPré e TPré = trechos controle e tratamento antes da montagem das coberturas; CPós e TPós = trechos controle e tratamento após 21 meses da montagem das coberturas.

Com o auxílio de uma análise de redes (Figura 9), foi verificado que 43 táxons - tais como peixes de maior porte, como *Hoplias malabaricus* e *Cyphocharax vanderii*, e alguns invertebrados como *Anacroneuria* - foram registrados em ambos os trechos apenas no período prévio à montagem do experimento, ao passo que 21 outros táxons (como peixes tolerantes como *Corydoras aeneus* e moluscos como *Biomphalaria* e *Melanooides*) foram registrados apenas no período posterior, quando alguns se tornaram dominantes (como *Poecilia reticulata* e *Melanooides*). Outras espécies ocorreram em todas as amostras, como *Americabaetis*, *Caenis*, *Cricotopus* e *Simulium* sendo, esta última, dominante.

Após as análises de dieta, o número de espécies tróficas aumentou de 113 para 148 devido à ingestão de táxons que não haviam sido coletados, que foram incluídos nas tramas. Estas últimas

apresentaram maior complexidade nos períodos anteriores à montagem do experimento e foram mais simplificadas depois dos 21 meses, especialmente no trecho tratado; foi possível observar que, em todas as amostras, matéria orgânica fina particulada constituiu o principal recurso basal consumido, seguido de matéria vegetal fragmentada (números 1 e 2 nos diagramas), fungos e demais produtores. O primeiro nível trófico foi o que apresentou maior número de espécies em todas as tramas devido ao elevado consumo desses itens basais. Dentre as espécies tróficas intermediárias de maior importância na dieta de muitos táxons encontram-se diversos gêneros de Chironomidae (*Cricotopus* e *Onconeura* em especial), simúlideos e os efemerópteros *Americabaetis*, *Caenis* e *Traverhyphes*. Todos os peixes foram considerados espécies de topo pela ausência de predadores (inclusive os cascudos, que apesar de terem se alimentado principalmente de itens basais não foram predados por nenhum outro peixe).

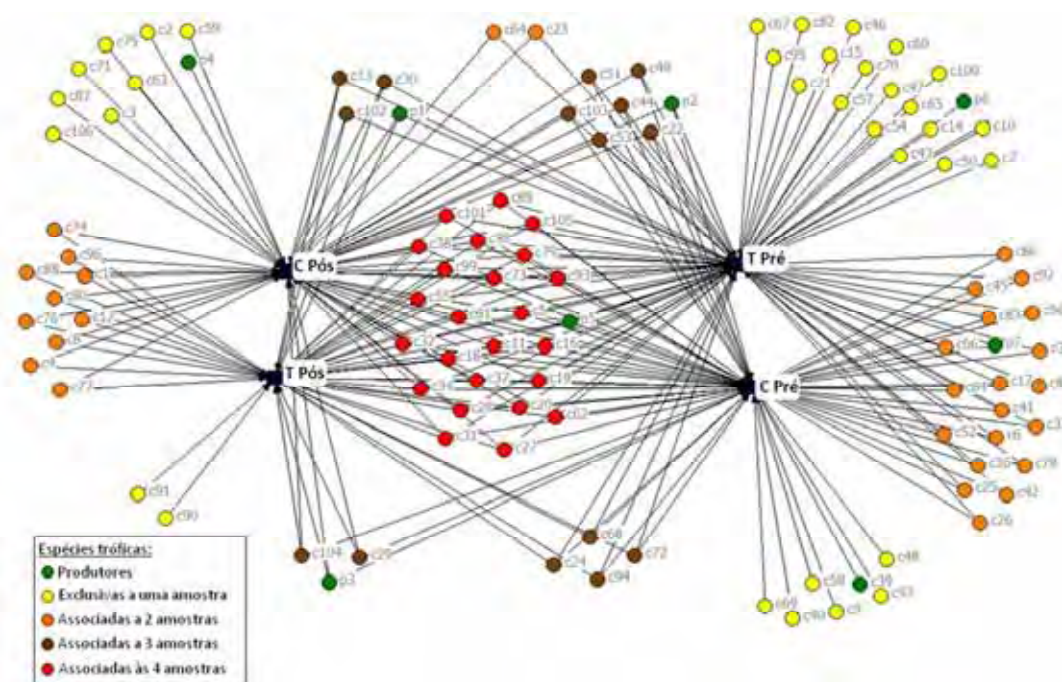


Figura 9. Associação de cada espécie a cada trecho amostrado no Córrego do Tatu, nos dois períodos (Ab_1 = controle pré-experimento, Cob_1 = tratamento pré-experimento, Ab_2 = controle pós-experimento e Cob_2 = tratamento pós-experimento); “p” = produtores e “c” = consumidores. Códigos das espécies: p1 (*Phormidium*), p2 (*Vaucheria*), p3 (*Oedogonium*), p4 (*Spyrogira*), p5 (*Brachiaria*), p6 (*Polygonum*), p7 (*Luziola*), c1 (*Oligochaeta*), c2 (*Planariidae*), c3 (*Collembola*), c4 (*Hyalella curvispina*), c5 (*Macrobrachium acanthurus*), c6 (*Ablabesmyia* (*Karelia*)), c7 (*Ablabesmyia* gr. *annulata*), c8 (*Chironomus*), c9 (*Chironomus* gr. *riparius*), c10 (*Corynoneura* sp.1), c11 (*Cricotopus* sp.1), c12 (*Cryptochironomus* sp.2), c13 (gr. *Thienemannimyia*), c14 (*Nanocladius*), c15 (*Nimbochera* sp.3), c16 (*Onconeura*), c17 (*Parachironomus*), c18 (*Parametriocnemus*), c19 (*Pentaneura*), c20 (*Rheotanytarsus* sp.1), c21 (*Tanytarsus*), c22 (*Thienemanniella* sp.1), c23 (*Ceratopogonidae*), c24 (*Atrichopogon*), c25 (*Culicidae*), c26 (*Dolichopodidae*), c27 (*Empididae*), c28 (*Simulium*), c29 (*Stratiomyidae*), c30 (*Tabanidae*), c31 (*Tipulidae*), c32 (*Americabaetis*), c33 (*Baetodes*), c34 (*Caenis*), c35 (*Callibaetis*), c36 (*Farrodes*), c37 (*Traverhyphes*), c38 (*Tricorythodes*), c39 (*Ulmeritoides*), c40 (*Waltzohyphius*), c41 (*Chimarra*), c42 (*Cymellus*), c43 (*Hydroptila*), c44 (*Leptonema*), c45 (*Macronema*), c46 (*Macrostemum*), c47 (*Marilia*), c48 (*Phylloicus*), c49 (*Smicridea*), c50 (*Xiphocentron*), c51 (*Macrelmis*), c52 (*Heterelmis*), c53 (*Hexacylloepus*), c54 (*Gyrinidae*), c55 (*Hydrophilidae*), c56 (*Hydrochidae*), c57 (*Hydraenidae*), c58 (*Luthrochidae*), c59 (*Noteridae*), c60 (*Torridincolidae*), c61 (*Ambrysus*), c62 (*Belostoma*), c63 (*Ctenipocoris*), c64 (*Limnocoris*), c65 (*Limnogonus*), c66 (*Ovatametra*), c67 (*Paravelia*), c68 (*Rhagovelia*), c69 (*Rheumatobates*), c70 (*Stridulivelia*), c71 (*Hirudinea*), c72 (*Pylalidae*), c73 (*Corydalus*), c74 (*Biomphalaria*), c75 (*Drepanotrema*), c76 (*Hydrobiidae*), c77 (*Melanoides*), c78 (*Argia*), c79 (*Brechmorhoga*), c80 (*Cannaphila*), c81 (*Coenagrionidae*), c82 (*Diastops*), c83 (*Elasmothermis*), c84 (*Erythrodiplax*), c85 (*Gomphoides*), c86 (*Hetaerina*), c87 (*Perithemis*), c88 (*Peruviogomphus*), c89 (*Phyllocycla*), c90 (*Phyllogomphoides*), c91 (*Zonophora*), c92 (*Anacroneuria*), c93 (*Aspidoras fuscoguttatus*), c94 (*Astyanax altiparanae*), c95 (*Cichlasoma paranaense*), c96 (*Corydoras aeneus*), c97 (*Cyphocharax vanderii*), c98 (*Geophagus brasiliensis*), c99 (*Gymnotus carapo*), c100 (*Hoplias malabaricus*), c101 (*Hypostomus ancistroides*), c102 (*Hypostomus nigromaculatus*), c103 (*Oligosarcus pintoii*), c104 (*Oreochromis niloticus*), c105 (*Poecilia reticulata*), c106 (*Synbranchus marmoratus*).

Cada espécie trófica presente nos diagramas das tramas alimentares encontra-se neles representada por um número (Tabela III) e as relações de predação estão representadas pelas setas entre os números, direcionadas para o predador. Nos diagramas das tramas alimentares (Figuras 10-

13) os táxons estão representados pelos quadrados e aqueles que não têm presas, mas certamente são predadores (tais como hemípteros e outros cujas presas específicas não puderam ser identificadas) estão representados com (?); elos pontilhados representam a dieta com base em dados da literatura de exemplares que ou estavam de estômago vazio ou foram registrados apenas em conteúdos estomacais de outros táxons (ou seja, não foram coletados).

Dentre os itens registrados apenas em conteúdos estomacais destacam-se produtores como algas filamentosas e unicelulares (números 8-22 da Tabela III); as análises de dieta revelaram que esses itens foram consumidos em 33 ocasiões por 13 espécies tróficas no trecho controle e em 20 ocasiões por 12 espécies tróficas no trecho tratamento antes da montagem do experimento. Após os 21 meses, estes valores foram reduzidos ao consumo em 18 ocasiões no trecho controle e apenas uma no tratamento, indicando uma redução na herbivoria em ambos os trechos, embora bastante acentuada no trecho tratamento.

Tabela III. Lista de espécies tróficas e seus respectivos números, utilizados na representação das relações tróficas avaliadas no Córrego do Tatu nos trechos controle e tratamento, nos períodos pré e pós-experimentais. As espécies tróficas marcadas com * foram registradas apenas em conteúdos gástricos e, portanto, não foram coletadas.

1	FPOM	51	<i>Fissimentum</i> sp.2*	101	<i>Marilia</i>
2	CPOM	52	<i>Dicrotendipes</i> *	102	<i>Xiphocentron</i>
3	Fungo perf.*	53	<i>Goeldichironomus xiborena</i> *	103	Elmidae*
4	Fungo imp.*	54	<i>Tanytarsus</i> *	104	<i>Macrelmis</i>
5	Invertebrados terrestres*	55	<i>Rheotanytarsus</i>	105	<i>Heterelmis</i>
6	Sementes*	56	<i>Polypedillum</i>	106	<i>Hexacylloepus</i>
7	Raízes finas em rede*	57	<i>Caladomyia</i> *	107	<i>Neoelmis</i> *
8	<i>Cosmarium</i> *	58	<i>Phaenospectra</i> *	108	<i>Hexanchorus</i> *
9	<i>Pleurotaenium</i> *	59	<i>Nanocladius</i>	109	Hydrophilidae
10	<i>Scytonema</i> *	60	<i>Cricotopus</i>	110	Hydrochidae
11	Diatomacea*	61	<i>Thienemanniella</i>	111	Hydraenidae
12	<i>Gomphonema</i> *	62	<i>Onconeura</i>	112	Lutrochidae
13	<i>Sphaerocystis</i> *	63	<i>Corynoneura</i>	113	Noteridae
14	<i>Bulbochaete</i> *	64	<i>Parametriocnemus</i>	114	Dryopidae
15	<i>Amphipleura</i> *	65	<i>Pseudochironomus</i> *	115	Dytiscidae
16	<i>Chlosterium</i> *	66	<i>Ablabesmyia</i>	116	Torridincolidae
17	<i>Lyngbia</i> *	67	<i>Pentaneura</i>	117	<i>Belostoma</i>
18	<i>Phormidium</i>	68	<i>gr.Thienemannimyia</i>	118	<i>Anacroneuria</i>
19	<i>Vaucheria</i>	69	<i>Labrundinia</i>	119	<i>Corydalis</i>
20	<i>Microspora</i> *	70	<i>Coelotanypus</i>	120	Coenagrionidae
					Continua

Continuação Tabela II		
21 <i>Spyrogira</i>	71 <i>Procladius</i> *	121 <i>Cyanallagma</i>
22 <i>Oedogonium</i>	72 Ceratopogonidae	122 <i>Argia</i>
23 <i>Tecameba</i> *	73 <i>Atrichopogon</i>	123 <i>Oxyagrion</i>
24 Collembola	74 <i>Simulium</i>	124 <i>Hetaerina</i>
25 Copepoda	75 Muscidae	125 Libellulidae
26 Ostracoda	76 Culicidae	126 <i>Brechmorhoga</i>
27 Hydracarina*	77 Tabanidae	127 <i>Cannaphila</i>
28 Nematoda*	78 Tipulidae	128 <i>Elasmothermis</i>
29 Hyrudinea	79 Empididae	129 <i>Erythrodiplax</i>
30 Oligochaeta	80 Stratiomyidae	130 <i>Coryphaesha</i>
31 Planariidae	81 Hemiptera	131 <i>Phyllocycla</i>
32 Bivalve*	82 <i>Americabaetis</i>	132 <i>Peruviogomphus</i>
33 Ancilidae	83 <i>Callibaetis</i>	133 <i>Gomphoides</i>
34 <i>Biomphalaria</i>	84 <i>Baetodes</i>	134 <i>Zonophora</i>
35 <i>Drepanotrema</i>	85 <i>Caenis</i>	135 Peixe*
36 <i>Melanoides</i>	86 <i>Traverhyphes</i>	136 <i>Astyanax altiparanae</i>
37 <i>Physa</i>	87 <i>Tricorythodes</i>	137 <i>Oligosarcus pinto</i>
38 Hydrobiidae	88 <i>Farrodes</i>	138 <i>Cyphocharax vanderii</i>
39 <i>Lymnea</i>	89 <i>Ulmeritoides</i>	139 <i>Hoplias malabaricus</i>
40 <i>Hyalella curvispinna</i>	90 <i>Smicridea</i>	140 <i>Gymnotus carapo</i>
41 <i>Macrobrachium acanthurus</i>	91 <i>Leptonema</i>	141 <i>Hypostomus ancistroides</i>
42 Pyralidae	92 <i>Macronema</i>	142 <i>Hypostomus nigromaculatus</i>
43 Chironomidae	93 <i>Macrostemum</i>	143 <i>Aspidoras fuscoguttatus</i>
44 <i>Parachironomus</i>	94 <i>Oxyethira</i>	144 <i>Corydoras aeneus</i>
45 <i>Cryptochironomus</i> 2	95 <i>Hydroptila</i> *	145 <i>Poecilia reticulata</i>
46 <i>Chironomus</i>	96 <i>Austrotinodes</i> *	146 <i>Ciclasoma paranaense</i>
47 <i>Stenochironomus</i>	97 <i>Chimarra</i>	147 <i>Geophagus brasiliensis</i>
48 <i>Kiefferulus</i>	98 <i>Polycentropus</i>	148 <i>Oreochromis niloticus</i>
49 <i>Beardius</i> *	99 <i>Phylloicus</i>	
50 <i>Nimbecera</i> 3	100 <i>Cyrnellus</i>	



Figura 10. Diagrama da trama alimentar do Córrego do Tatu no trecho controle antes da montagem do experimento.

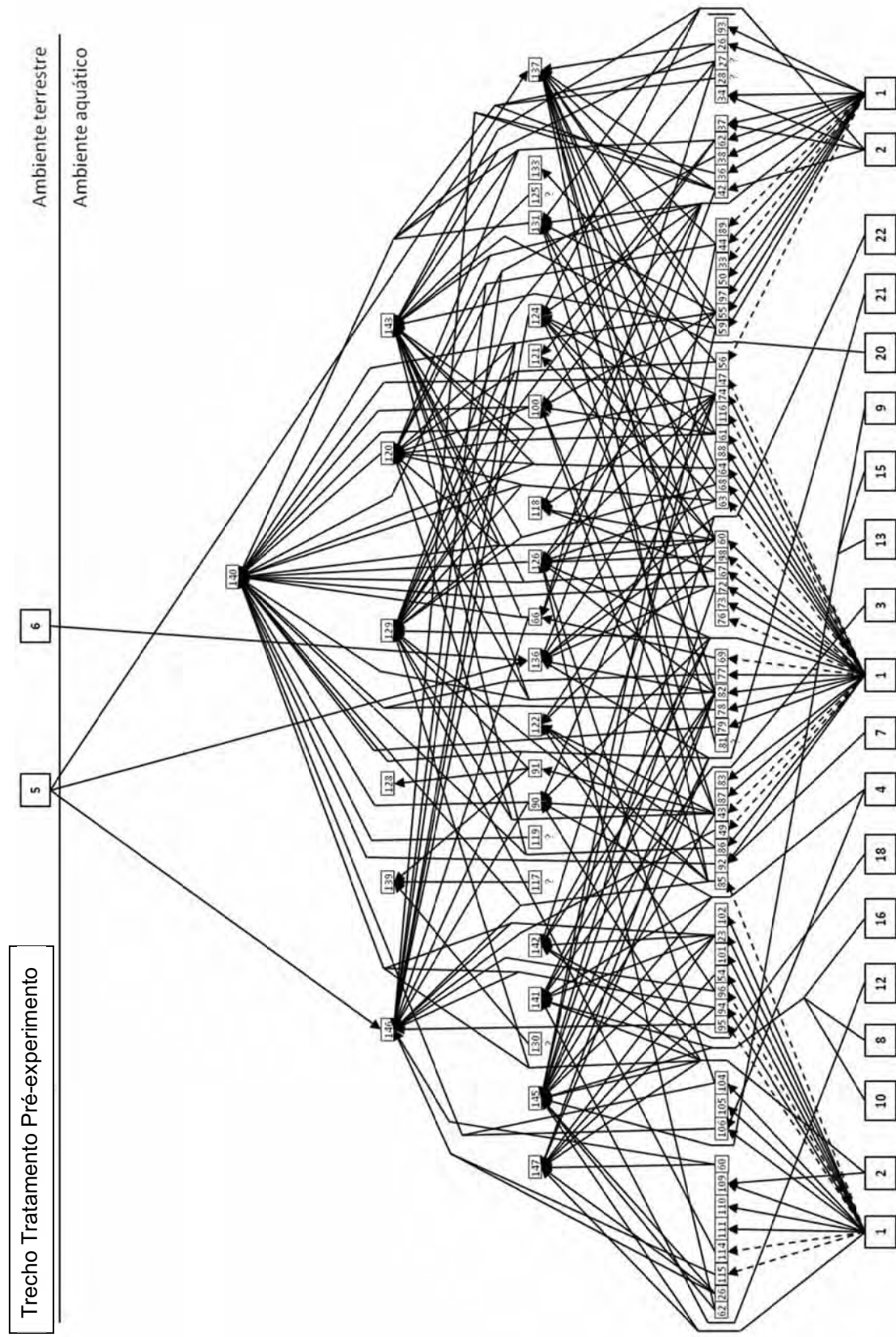


Figura 11. Diagrama da trama alimentar do Córrego do Tatu no trecho tratamento antes da montagem do experimento.

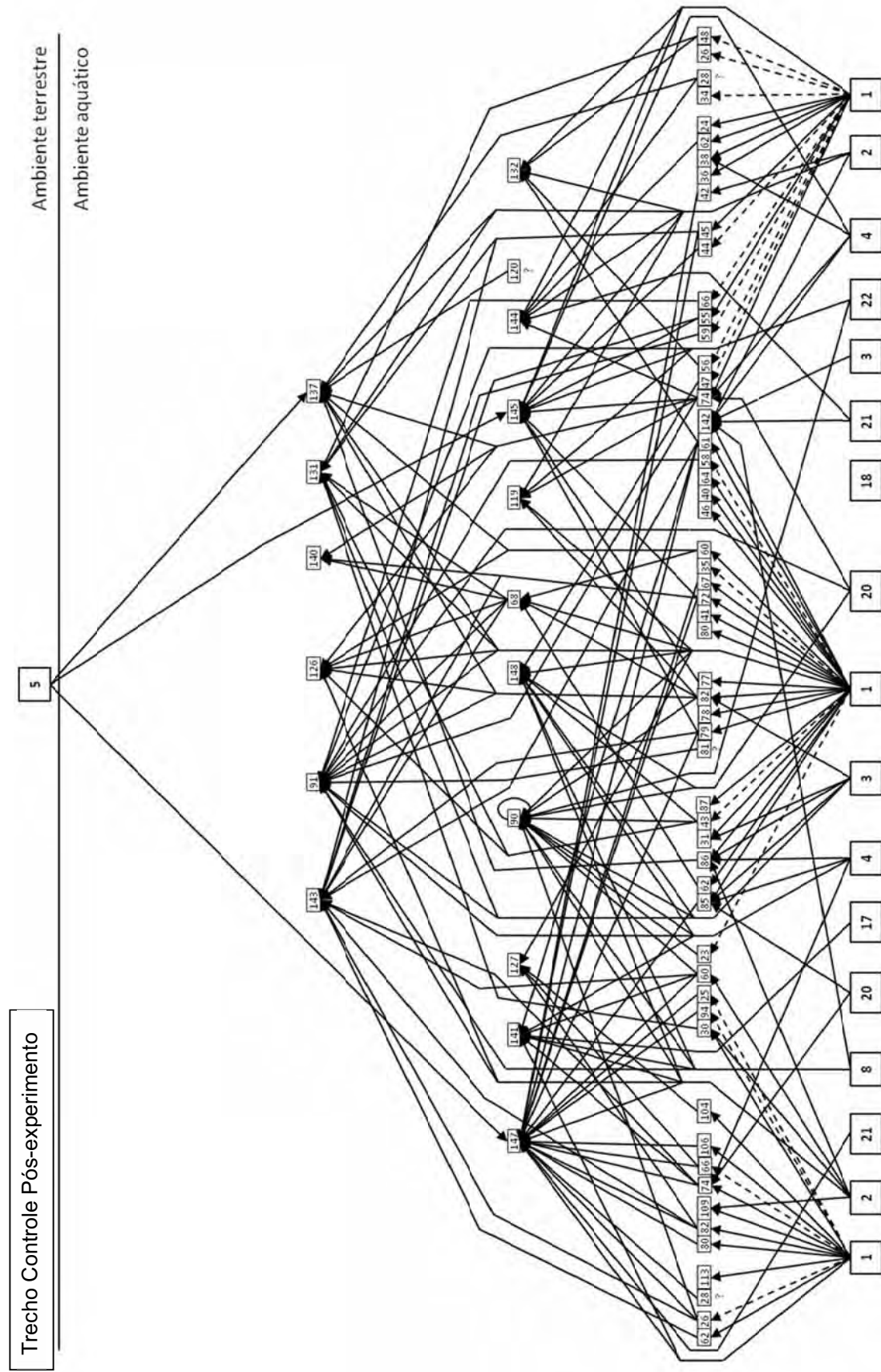


Figura 12. Diagrama da trama alimentar do Córrego do Tatu no trecho controle após os 21 meses de experimento.

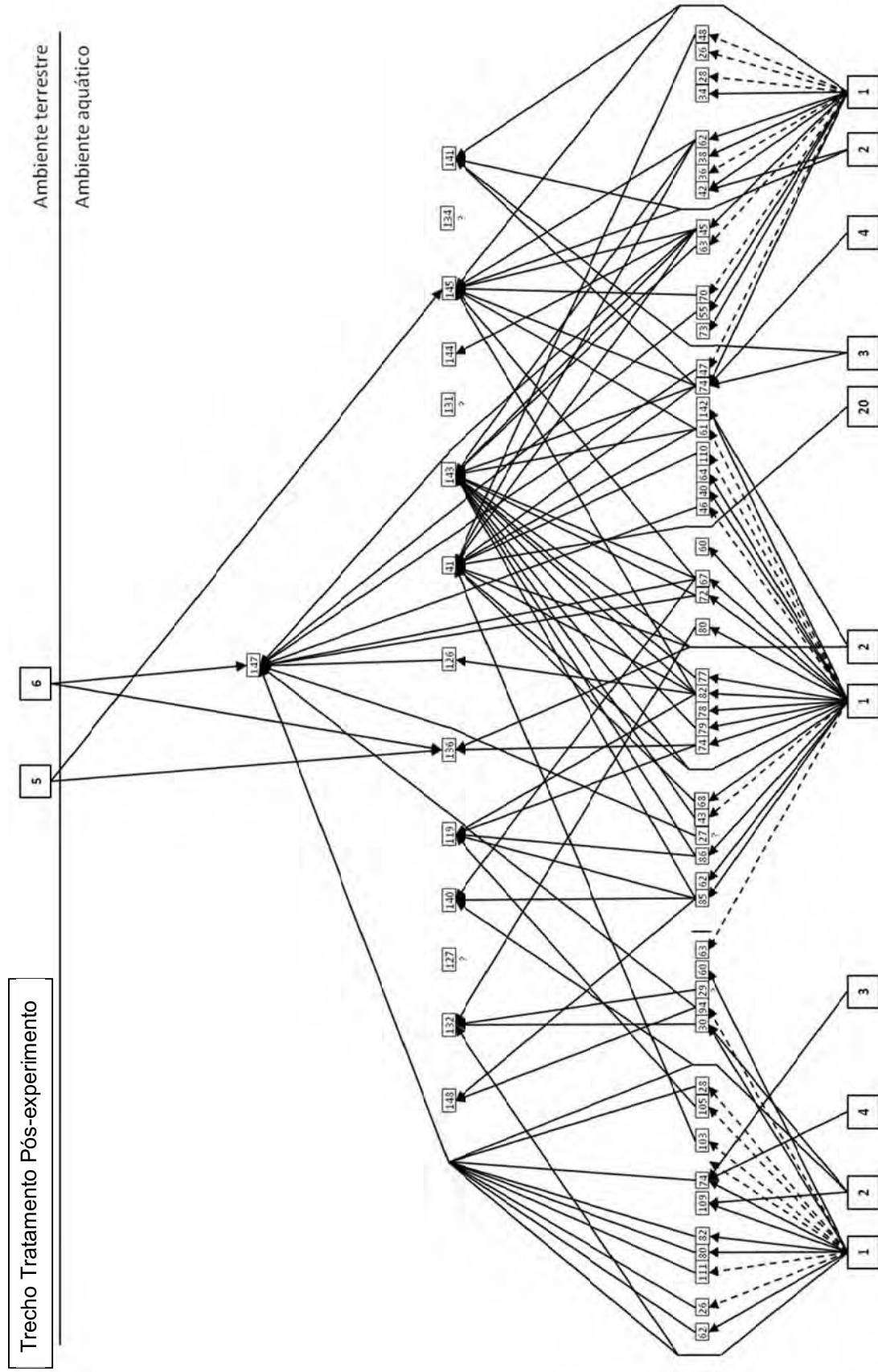


Figura 13. Diagrama da trama alimentar do Córrego do Tatu no trecho tratamento após os 21 meses de experimento.

A maioria dos valores dos parâmetros observados foi menor no período pós-experimental e um decréscimo mais acentuado de praticamente todos os parâmetros foi observado para o trecho tratamento neste período (Tabela IV); o único parâmetro que não apresentou variação alguma foi o comprimento mínimo da cadeia.

Tabela IV. Parâmetros das tramas alimentares construídas para os dois trechos do Córrego do Tatu antes e depois da montagem do experimento.

Parâmetros R3	Controle Antes	Tratamento Antes	Controle Depois	Tratamento Depois
Número de espécies (S)	106	107	74	63
Número de elos (L)	261	261	185	109
Densidade de elos (L/S)	2,46	2,44	2,50	1,73
Número de espécies basais	19	18	10	7
Número de espécies intermediárias	62	53	36	31
Número de espécies de topo	25	36	28	25
Número de presas	81	71	46	38
Número de predadores	87	89	64	56
Razão presa/predador	0,93	0,80	0,72	0,68
Comprimento máximo da cadeia	5	4	3	3
Comprimento mínimo da cadeia	1	1	1	1
Conectância	0,05	0,05	0,07	0,06
Número de níveis tróficos	6	5	4	4

O número de espécies tróficas, número de elos, número de espécies basais e intermediárias, presas e predadores, razão presa/predador e comprimento máximo da cadeia foram os parâmetros que mostraram maiores flutuações entre períodos. O número e densidade de elos foram os parâmetros os que mais representaram as modificações que seriam esperadas após o experimento, seguidos do número de espécies basais, intermediárias e de topo, presas e predadores e razão presa/predador. A conectância, por sua vez, foi o único parâmetro que aumentou após 21 meses apesar de, como as demais propriedades, ter sido maior no trecho controle.

Discussão

Em ambientes de riachos os recursos disponibilizados pela produtividade primária podem constituir a base autóctone das tramas alimentares (Brito et al., 2006; Doi, 2009), especialmente em locais onde a mata ripária é removida para o uso do solo para pastagens. Apesar da grande

importância da mesma, já salientada por muitos autores (Gregory, 1992; Pusey & Arthington, 2003; Sweeney et al., 2004), sua remoção normalmente resulta em aumento da incidência luminosa sobre o curso d'água que, somada ao incremento da entrada de nutrientes provenientes da pastagem adjacente, levam ao aumento da produtividade primária (Afonso et al., 2000; Mosisch et al., 2001; Carvalho & Uieda, 2010), particularmente de macrófitas, macro e microalgas e perifiton (Quinn et al., 1997; Uieda e Motta, 2007). No presente estudo, o Córrego do Tatu parece estar sob as mesmas influências acima mencionadas, o que explicaria a elevada porcentagem de ocupação do substrato por macrófitas aquáticas, observada no período prévio à montagem da cobertura telada.

Embora as macrófitas aquáticas sejam consideradas uma fonte alimentar de baixa representatividade para a maioria dos organismos aquáticos (Newman, 1991; Allan, 1995; Uieda & Motta, 2007), as mesmas constituem um importante micro-habitat para diversos organismos, desde substrato para algas aderidas (Bicudo & Menezes, 2006), epifiton (Motta & Uieda, 2005), invertebrados (Gregg & Rose, 1985; Tokeshi & Pinder, 1985; Ali et al., 2007) e peixes (Delariva et al., 1994; Casatti et al., 2003; Sánchez-Botero et al., 2007), além de funcionarem como área de deposição de detritos (Pelicice et al., 2008). Neste contexto, a diminuição na porcentagem de ocupação do substrato por macrófitas observada ao final do tempo experimental e mais acentuada no trecho tratado, provavelmente contribuiu à concomitante diminuição da riqueza e abundância de invertebrados observada - que também foi, novamente, mais acentuada no trecho tratado. Antes da montagem do experimento, o trecho tratamento apresentou valores de riqueza, abundância e porcentagem de ocupação por produtores maiores do que o trecho controle e seria esperado, caso não houvesse a cobertura, que esta relação entre os trechos se mantivesse após os 21 meses, visto que ambos permaneceram submetidos às mesmas intempéries; no entanto, o fato do trecho controle passar a ser o mais rico e abundante após o experimento indica modificações da comunidade do trecho tratamento, evidenciando o efeito do sombreamento.

Embora o sombreamento experimental tenha ocasionado mudanças na estrutura das comunidades, a elevada semelhança entre as assembleias do segundo período amostral indica que outros fatores afetaram igualmente ambos os trechos, com destaque para o incremento de sedimentos finos que se acumularam ao longo do riacho (evidenciado pela diminuição da profundidade média dos dois trechos). Em ambientes prístinos a cobertura florestal ripária atua como um *buffer*, promovendo a retenção de partículas e sedimentos que seriam carregados para a porção interna do canal, de modo que o assoreamento é uma das mais comuns consequências de sua

remoção, levando a um decréscimo da qualidade física do hábitat, especialmente em riachos de cabeceira (Casatti et al., 2006). Assim, embora o desmatamento ocasione, em curto prazo, um incremento da produtividade primária, o assoreamento resultante acaba por levar à simplificação do hábitat interno por meio do soterramento de estruturas (Allan, 2005; Casatti et al., 2006) e, inclusive, macrófitas, conforme aqui evidenciado pela redução da porcentagem de ocupação do substrato por produtores nos dois trechos amostrados após os 21 meses em decorrência aos depósitos de areia.

De acordo com Rabení et al. (2005), a condição do substrato pode ser considerada o fator de maior importância para a distribuição e abundância de invertebrados, de modo que alterações nas mesmas devido à deposição de partículas exercem forte influência sobre as comunidades bentônicas (Rabení et al., 2005) por meio da limitação de refúgios e disponibilidade de alimento (Bueno et al., 2003; Kikuchi & Uieda, 2005; Allan & Castilho, 2007). Outros estudos apontam a influência negativa desses impactos também para comunidades de peixes, em que o elevado assoreamento pode levar a um aumento da abundância de espécies tolerantes e de grande plasticidade (vide Casatti et al., 2006), como observado na análise de redes para *Corydoras aeneus*, que só ocorreu no período posterior ao experimento, e *Poecilia reticulata*, o peixe mais abundante nessa amostra.

De acordo com essa análise, a associação de um maior número de espécies tróficas às amostras referentes ao período pré-experimental pôde ser considerada resultante da maior degradação física no período posterior, evidenciando as diferenças entre períodos; no entanto, ao observar as diferenças entre tratamentos, o número de espécies associado apenas ao trecho controle não sofreu grandes variações entre períodos (7 vs 9), ao contrário do trecho tratamento (redução de 19 para 2), evidenciando o efeito da cobertura. Peixes de porte maior, como *Hoplias malabaricus* e *Cyphocharax vanderii*, encontraram-se associados apenas ao período pré-experimental devido à posterior diminuição da altura da coluna d'água com os depósitos de areia. Macrófitas como *Polygonum* e *Luziola* e invertebrados mais sensíveis à degradação de hábitat como *Anacronetia* e a maioria dos tricópteros (cf. Mugnai et al., 2008; Cortezzi et al., 2009), com exceção de *Smicridea* e *Leptonema* (que só não ocorreram no trecho tratamento após o período experimental), também estiveram associados apenas ao período antes do experimento. Outros táxons, tais como *Chironomus*, Hirudinea, Oligochaeta e moluscos em geral (sendo Oligochaeta e *Melanoides* bastante abundantes), estiveram associados apenas ao período pós-experimental, mostrando-se como espécies tolerantes a impactos antrópicos, conforme salientado por Cortezzi et al. (2009). Foram também registradas espécies associadas a todas as amostras e algumas delas são

conhecidas na literatura como sendo de ampla distribuição, como *Americabaetis* (Siegloch et al., 2008), *Simulium* e *Cricotopus* (Mugnai et al., 2008), podendo ocorrer desde locais prístinos até locais bastante impactados.

De modo geral, espécies de ampla distribuição, assim como as tolerantes, são generalistas quanto ao hábito alimentar, sendo capazes de explorar diversos recursos, dentre os quais merece destaque a matéria orgânica fina particulada (FPOM), que raramente é escassa (Closs & Lake, 1994). O elevado consumo de matéria orgânica observado no presente estudo foi o principal fator que contribuiu para a presença de um grande número de espécies tróficas no primeiro nível das tramas alimentares; além destes consumidores primários, muitas espécies intermediárias e até mesmo de topo também exploraram esse recurso. De acordo com Pimm et al. (1991), a onivoria é definida como a alimentação em mais de um nível trófico da cadeia e, no caso do presente estudo, o consumo desse recurso por táxons de diversos níveis resultaram na elevada onivoria observada em todas as tramas (também evidenciada pelo comprimento mínimo das cadeias, sempre iguais a um).

O papel da onivoria em tramas alimentares ainda é motivo de controvérsia na literatura (Polis & Strong, 1996) por ser considerado tanto um fator desestabilizador (Pimm et al., 1993) como estabilizador (Fagan, 1997) ou, ainda, ambos, dependendo do tamanho da cadeia (Vandermeer, 2006). Bascompte et al. (2005) sugerem que a onivoria pode reduzir a probabilidade de ocorrência de cascatas tróficas; de acordo com Thompson et al. (2007), estas últimas seriam mais evidentes em cadeias mais curtas e, à medida o tamanho das mesmas aumenta, a onivoria se torna prevaiente pois, conforme Hall & Raffaelli (1991), espécies de níveis superiores podem, teoricamente, explorar mais níveis tróficos do que espécies situadas mais próximas à base. Assim, uma cadeia maior, com maior onivoria, pode reduzir as chances da propagação de um dado efeito por outros níveis tróficos, o que poderia implicar em uma maior estabilidade. No presente estudo, não foi possível observar uma cascata trófica verdadeira, o que poderia ser explicado pela elevada onivoria em todas as tramas, de modo a corroborar com o proposto por Thompson (2007). Em contrapartida, a simplificação das tramas no período posterior ao experimento (provavelmente como consequência do elevado assoreamento e perda de hábitat), ainda mais evidente no trecho tratado (como consequência do sombreamento), resultou em uma redução do número de níveis tróficos e do comprimento da cadeia, o que poderia torná-la mais susceptível à ocorrência de uma cascata trófica (cf. Vandermeer, 2006) e, consequentemente, mais instável (Fagan, 2007). A própria configuração

dos diagramas resultantes das análises de dieta ilustra bem as mudanças ocorridas, tanto entre períodos como entre tratamentos.

Quando feitas comparações entre tratamentos, algumas propriedades como número de espécies tróficas, número de elos, densidade de elos, número de espécies basais, número de predadores e conectância foram muito semelhantes entre o trecho controle e tratamento no período pré-experimental, mas foram menores no trecho tratado após o experimento, evidenciando o efeito do sombreamento. Quando comparada entre os períodos, a grande maioria dos parâmetros das tramas teve seus valores reduzidos após o experimento, evidenciando o efeito do assoreamento, com destaque para o número de espécies tróficas e número de elos, conforme fora observado para os dados de riqueza e abundância (também mais acentuados no trecho sombreado). O único parâmetro que aumentou nos dois trechos após o experimento foi a conectância, mas há uma histórica controvérsia acerca deste parâmetro e sua relação com o número de espécies tróficas (Pimm et al., 1991): se são eles diretamente proporcionais (Hall & Raffaelli, 1991; Martinez, 1991; Tavares-Cromar & Williams, 1996), se o aumento do número de espécies leva a um aumento da conectância (Winemiller, 1989), se o aumento do número de espécies leva ao decréscimo da conectância (Rejmánek & Stary, 1979; Shmid-Araya et al., 2002), ou mesmo se não há relação entre ambos (Martinez, 1991; Dunne et al., 2002).

A conectância é definida como o número de ligações observadas pelo número de ligações possíveis de acordo com a fórmula $2L/S(S-1)$, em que L =número de elos e S =número de espécies tróficas (Pimm et al., 1991). Por um lado, um incremento do número de espécies, poderia levar a um aumento do número de elos, isto é, aumento das ligações observadas e, conseqüentemente, aumento da conectância; por outro lado, neste caso também haveria um aumento exponencial no número de elos possíveis e a conectância resultante não necessariamente seria maior. Além disso, nem sempre há um aumento do número de elos com o aumento de espécies, visto que, muitos táxons – os predadores em especial – alimentam-se dos recursos ou presas que são mais abundantes (Winemiller et al., 2008), como no caso do presente estudo, ao invés de predarem diversos táxons. Deste modo, o aumento da conectância no período pós-tratamento pode ter ocorrido em função da diminuição do número de espécies tróficas (cf. Shmid-Araya et al., 2002), ao passo que sua diminuição no trecho tratado com relação ao trecho controle neste mesmo período pode ser explicada em função do consumo preferencial de poucos itens (mais abundantes) por muitas

espécies predadoras, resultando em uma redução bem mais acentuada do número de elos observados.

No que diz respeito aos peixes (que no presente estudo foram predadores de topo), o consumo de itens de maior abundância é bastante comum e resulta do grande generalismo/oportunismo alimentar desses predadores, amplamente registrado na literatura (presente estudo; Esteves, 1996; Abelha et al., 2001; Ferreira et al., 2002; Rezende & Mazzoni, 2003; Ceneviva-Bastos & Casatti 2007 e 2010), especialmente em ambientes com impactos antrópicos (Casatti et al., 2006); também foi observado que a dieta de invertebrados predadores seguiu este mesmo padrão. Sob a perspectiva de estrutura trófica e tramas alimentares, a alimentação preferencial sobre presas mais abundantes pode levar à estabilidade da dinâmica de suas presas via forrageio densidade-dependente (Moore et al., 2004), de modo que predadores de níveis tróficos superiores integrariam (por meio de elos alimentares) organismos de outros níveis tróficos, conferindo uma maior estabilidade da trama como um todo.

Seguindo esta linha de raciocínio, a contribuição dos predadores à estabilidade pode ser considerada tão importante como quanto a dos produtores e microrganismos da base das cadeias tróficas (McCann et al., 2005). Nesse contexto, à medida que mudanças ocorrem na abundância e composição das populações, a estrutura das tramas também muda e sua estabilidade depende da importância de cada espécie que “entra” ou “sai” da trama (De Ruiter et al., 2005). No caso do presente estudo, apesar de não termos detectado a presença de uma cascata trófica verdadeira, o número de espécies tróficas que “entrou” na trama (ou seja, que não estavam nas tramas do período pré-experimental, mas foram registradas posteriormente) nos dois trechos após o período experimental foi menor do que o que “saiu” (que estavam apenas no período pré-experimento), o que pode ter ocasionado a simplificação geral das mesmas, como resultado indireto dos impactos físicos (assoreamento em especial) sofridos pelos dois trechos. Além disso, provavelmente em decorrência da intensificação dos impactos ao longo do período experimental, os predadores que “entraram” nas tramas eram generalistas e, conforme discutido acima, poderiam exercer um papel estabilizador em sua estrutura. Contudo, o papel estabilizador desses forrageadores densidade-dependentes aparentemente não foi suficiente para manter a conectividade com os níveis tróficos adjacentes no trecho tratamento frente à simplificação do hábitat potencializada pela perda de produtores, resultando na simplificação concomitante da trama como um todo e evidenciando, novamente, o efeito do sombreamento.

Assim, foi possível concluir que o decréscimo nos valores dos parâmetros das tramas nos dois trechos estudados (controle e tratamento) no período pós-experimental ocorreu em função de outros fatores que não apenas o sombreamento, mas, no trecho tratamento, a ação sinérgica desses fatores ambientais - o assoreamento em especial - com o fator experimental resultou em um decréscimo ainda mais acentuado, evidenciando o efeito do sombreamento.

Referências bibliográficas

- Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A. & E. Goulart. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, 23(2): 425-434.
- Afonso, A. A., Henry, R. & R. C. S. Maimoni-Rodella. 2000. Allochthonous matter input in two different stretches of a headstream (Itatinga, São Paulo, Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 43: 335-343.
- Ali, M. M., Mageed, A. A. & M. Heikal. 2007. Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. *Limnologica*, 37: 155-169.
- Allan, J. D. 1995. Stream ecology. Structure and function of running waters. Chapman & Hall, New York, 388p.
- Allan, J. D. & M. M. Castillo. 2007. Stream ecology structure and function of running waters. Springer Publishers, 2ª ed., 436 p.
- Amaral, M. C. E., Bittrich, V., Faria, A. D., Anderson, L. O. & L. Y. S. Aona. 2008. Guia de campo para plantas aquáticas e palustres do estado de São Paulo. Holos Editora, Ribeirão Preto, 452p.
- Bascompte, J., Melián, C. J. & E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 5443-5447.
- Belsky, A. J., Matzke, A. & S. Uselman. 1999. Survey of livestock influences on stream and riparian ecosystems in the western United States. *Journal of Soil and Water Conservation*, 54(1): 419-431.
- Bicudo, C. E. M. & M. Menezes. 2006. Gêneros de algas continentais do Brasil - chave para identificação e descrições. RiMa, São Carlos, 489p.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G. & L. C. Freeman. 2002. Ucinet for Windows: software for social network analysis. Analytic Technologies, Harvard, MA.
- Brett, M. T. & C. R. Goldman. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of Natural Academic Sciences*, 93: 7723-7726.

- Brito, E. F., Moulton, T. P., Souza, M. L. & S. E. Bunn. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, 31(5): 623-633.
- Brower, J. E. & J. H. Zar. 1984. *Field & laboratory methods for general ecology*. W.C. Brown Publishers, Boston, 226p.
- Bueno, A. A. P., Buckup, G. B. & B. D. P. Ferreira. 2003. Estrutura da comunidade de invertebrados bentônicos em dois cursos d'água do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1): 115-125.
- Carey, M. P. & D. H. Wahl. 2010. Native fish diversity alters the effects of an invasive species on food webs. *Ecology*, 91: 2965-2974.
- Carvalho, E. M. & V. S. Uieda. 2010. Input of litter in deforested and forested areas of a tropical headstream. *Brazilian Journal of Biology*, 70(2): 283-288.
- Casatti, L. 2010. Alterações no código florestal brasileiro: impactos potenciais sobre a ictiofauna. *Biota Neotropica*, 10(4): 31-34.
- Casatti, L., Langeani, F., Silva, A. M. & R. M. C. Castro. 2006. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 681-696.
- Casatti, L., Ferreira, C. P. & F. R. Carvalho. 2009. Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: an assessment of two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia*, 632: 273-283.
- Casatti, L., Mendes, H. F. & K. M. Ferreira. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema river, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(2): 213-222.
- Ceneviva-Bastos, M. & L. Casatti. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 97(1): 7-15.
- Ceneviva-Bastos, M., Casatti, L. & D. C. Rossa-Feres. 2010. Meso and microhabitat analysis and feeding habits of small nektonic characins (Teleostei: Characiformes) in Neotropical streams. *Zoologia*, 27 (2): 191-200.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2006. *Primer v6: user manual/tutorial*. Plymouth, Plymouth Marine Laboratory, 190p.

- Closs, G. P. & P. S. Lake. 1994. Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs*, 64(1): 1-21.
- Cohen, J. E., Briand, F. & C. M. Newman. 1990. *Community food webs*. Springer-Verlag, Berlin, 308p.
- Cortezzi, S. S., Bispo, P. C., Paciencia, G. P. & R. C. Leite. 2009. Influência da ação antrópica sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos em riachos de uma região de cerrado do sudoeste do Estado de São Paulo. *Iheringia, Série Zoologia*, 99(1): 36-43.
- Delariva, R. L., Agostinho, A. A., Nakatani, K. & G. Baumgartner. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná River floodplain. *Revista Unimar*, 16: 41-60.
- De Ruiter, P. C., Wolters, V., Moore, J. C. & K. O. Winemiller. 2005. Food web ecology: playing Jenga and beyond. *Science*, 309: 68-90.
- Doi, H. 2009. Spatial patterns of autochthonous and allochthonous resources in aquatic food webs. *Population Ecology*, 51(1): 57-64.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & N. D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- Effenberger, M., Engel, J., Diehl, S. & C. D. Matthaei. 2008. Disturbance history influences the distribution of stream invertebrates by altering microhabitat parameters: a field experiment. *Freshwater Biology*, 53: 996-1011.
- Esteves, K. E. 1996. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetraodonopterae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu River, Paraná River Basin, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 46: 83-101.
- Esteves, F. A. 1998. *Fundamentos de limnologia*. Interciência, 2ª ed., Rio de Janeiro, 602p.
- Fagan, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist*, 150(5): 554-567.
- Ferreira, A., Hahn, N. S. & R. L. Delariva. 2002. Ecologia alimentar de *Piabina argentea* (Teleostei, Tetraodonopterae) nas fases de pré e pós-represamento do rio Corumbá, GO. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14(1): 43-52.
- Gregg, W. W. & F. L. Rose. 1985. Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hydrobiologia*, 128(1): 45-56.

- Gregory, K. J. 1992. Vegetation and river channel process interactions. Pp. 255-269 in Boon, P. J., Calow, P. & G. E. Petts (Eds). *River Conservation and Management*. John Wiley & Sons Ltd., 470 p.
- Hall, S. J. & D. G. Raffaelli. 1991. Food-web patterns: lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*, 60: 823-842.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. & P. D. Rian. 2001. Past: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. Version. 1.37.
- Harding, J. S. 2003. Historic deforestation and the fate of endemic invertebrate species in streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37: 333–345.
- IPT (Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo). 1999. Diagnóstico da situação atual dos Recursos Hídricos e estabelecimento de diretrizes técnicas para a elaboração do Plano da Bacia Hidrográfica do Turvo/Grande. Relatório nº 40.515. Secretaria de Recursos Hídricos, Saneamento e Obras, São Paulo, 336p.
- Johnson, S. L. 2004. Factors influencing stream temperatures in small streams: substrate effects and a shading experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 913–923.
- Kikuchi, R. M. & V. S. Uieda. 2005. Composição e distribuição dos macroinvertebrados em diferentes substratos de fundo de um riacho no município de Itatinga, São Paulo, Brasil. *Entomological Vectors*, 12(2): 193-231.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, Blackwell Science, 256p.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61(4): 367-392.
- McAleece, N., Lamshead, P. J. D., Paterson, G. L. J. & J. G. Gage. 1997. *Biodiversity professional. Beta-Version*. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Sciences, London.
- McCann, K. S., Rasmussen, J. B. & J. Umbanhowar. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8: 513–523.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I. & E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10: 995–1015.

- Moore, A. M. & M. A. Palmer. 2005. Invertebrate biodiversity in agricultural and urban headwater streams: implications for conservation and management. *Ecological Applications*, 15: 1169-1177.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N. C., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. & D. H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.
- Mosisch, T. D., Bunn, S. E., Davies, P. M. & C. J. Marshall. 1999. Effects of shade and nutrient manipulation on periphyton growth in a subtropical stream. *Aquatic Botany*, 64: 167-177.
- Mosisch, T. D., Bunn, S. E. & P. M. Davies. 2001. The relative importance of shading and nutrients on algal production in subtropical streams. *Freshwater Biology*, 46: 1269-1278.
- Motta, R. L. & V. S. Uieda. 2002. Avaliação de um modelo experimental para biomanipulação em riachos de fundo arenoso-lodoso. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14(1): 23-33.
- Motta, R. L. & V. S. Uieda. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology*, 30: 58-73.
- Mugnai, R., Oliveira, R. B., Carvalho, L. C. & D. F. Baptista. 2008. Adaptation of the indice biotico esteso (ibe) for water quality. *Tropical Zoology*, 21: 57-74.
- Nakano, S. & M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *PNAS*, 98(1): 166-170.
- Nalon, M., Mattos, I. F. A. & G. A. D. Corrêa-Franco. 2008. Meio físico e aspectos da fragmentação da vegetação. Pp. 16-21 in Rodrigues, R. R., Joly, C. A., De Brito, M. C. W., Paese, A., Metzger, J. P., Casatti, L., Nalon, M. A., Menezes, M., Ivanauskas, M. N., Bolzani, V. & V. L. R. Boloni. Diretrizes para a conservação e restauração da biodiversidade no estado de São Paulo. São Paulo: Instituto de Botânica/FAPESP.
- Necchi, O. 2004. Amostragem de macroalgas bentônicas. Pp. 167-175 in Bicudo, C. E. M. & D. C. Bicudo (Eds.), Amostragem em limnologia. RiMa, São Carlos, 351p.
- Newman, R. M. 1991. Herbivory and detritivory on fresh- water macrophytes by invertebrates: a review. *Journal of the North American Benthological Society*, 10: 89-114.
- Pellicice, F. M., Thomaz, S. M. & A. A. Agostinho. 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology*, 6(4): 543-550.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. & J. E. Cohen. 1993. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.

- Pimm, S. L., Lawton, J. H. & J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Pinto-Coelho, R. M. 2004. Métodos de coleta, preservação, contagem e determinação de biomassa em zooplâncton de águas epicontinentais. Pp. 149-165 in Bicudo, C. E. M. & D. C. Bicudo (Eds.), *Amostragem em limnologia*. RiMa, São Carlos, 351p.
- Polis, G. A. & D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147: 813-846.
- Pusey, B. J. & A. H. Arthington. 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54: 1-16.
- Quinn, J. M., Cooper, A. B., Davies-Colley, R. J., Rutherford, J. C. & R. B. Williamson. 1997. Land use effects on habitat, water quality, periphyton, and benthic invertebrates in Waikato, New Zealand, hill-country streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 31(5): 579-597.
- Rabení, C. F., Doisy, K. E. & L. D. Zweig. 2005. Stream invertebrate community functional responses to deposited sediment. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries*, 67(4): 395-402.
- Raffaelli, D. 2005. Tracing perturbation effects in food webs: the potential and limitation of experimental approaches. Pp. 348-353 in De Ruiter, P. C. Wolters, V. & J. C. Moore. *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Academic Press, Boston, 590p.
- Raven, J. A., Walker, D. I., Jensen, K. R., Handley, L. L., Scrimgeour, C. M. & S. G. McInroy. 2001. What fraction of the organic carbon in sacoglossans is obtained from photosynthesis by kleptoplastids? An investigation using the natural abundance of stable carbon isotopes. *Marine Biology*, 138: 537-545.
- Rejmanek, M. & P. Stary. 1979. Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. *Nature*, 280: 311-313.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, V. W., Reice, S. R., Sheldon, A. I., Wallace, J. B. & R. C. Wissmar. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, 7(4): 433-455.
- Rezende, C. F. & R. Mazzone. 2003. Aspectos da alimentação de *Bryconamericus microcephalus* (Characiformes, Tetragonopterinae) no Córrego Andorinha, Ilha Grande – RJ. *Biota Neotropica*, 3(1): 1-6.

- Robinson, C. T., Tockner, K. & P. Burgherr. 2002. Seasonal patterns on macroinvertebrate drift and seston transport in streams of an alpine glacial floodplain. *Freshwater Biology*, 47: 985-993.
- Sánchez-Botero, J. I., Leitão, R. P., Caramaschi, E. P. & D. S. Gracez. 2007. The aquatic macrophytes as refuge, nursery and feeding habitats for freshwater fish from Cabiúnas lagoon, restinga de Jurubatiba National Park, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19 (2): 143-153.
- Schmid-Araya, J. M., Schmid, P. E., Robertson, A., Winterbottom, J., Gjerlov, C. & A. G. Hildrew. 2002. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1056-1062.
- Schneider, K. N. & K. O. Winemiller. 2008. Structural complexity of woody debris patches influences fish and macroinvertebrate species richness in a temperate floodplain-river system. *Hydrobiologia*, 610: 235-244.
- Siegloch, A. E., Froehlich, C. F. & C. B. Kotzian. 2008. Composition and diversity of Ephemeroptera Haeckel, 1896 (Insecta) nymph communities in the middle section of the Jacuí River and some tributaries, State of Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia*, 98(4): 425-432.
- Stone, M. K. & J. B. Wallace. 1998. Long-term recovery of a mountain stream from clearcut logging: the effects of forest succession on benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biology*, 39: 151-169.
- Strong, D. R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73: 747-754.
- Sweeney, B. W., Bott, T. L., Jackson, J. K., Kaplan, L. A., Newbold, J. D., Standley, L. J., Hession, W. C. & R. J. Horwitz. 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *PNAS*, 101(39): 14132-14137.
- Tavares-Cromar, A. F. & D. D. Williams. 1996. The importance of temporal resolution in food web analysis: evidence from a detritus-based stream. *Ecological Monographs*, 66(1): 91-113.
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M. & J. B. Shurin. 2007. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology*, 88(3): 612-616.
- Tokeshi, M. & L. C. V. Pinder. 1985. Microhabitats of stream invertebrates on two submersed macrophytes with contrasting leaf morphology. *Holarctic Ecology*, 8: 313-319.
- Townsend, C. R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 36-50.

- Uieda, V. S. & R. L. Motta. 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19(1): 15-30.
- Uieda, V. S. 1999. Experimentos de manipulação de organismos aquáticos em riachos. Pp. 169-179 *in* Pompêo, M. L. M. (Ed.). *Perspectivas da Limnologia no Brasil*. São Luís: Gráfica e Editora União.
- Vandermeer, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 238(3): 497-504.
- Winemiller, K. O. 1989. Must connectance decrease with species richness? *The American Naturalist*, 134: 960–968.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A. & E. P. Caramaschi. 2008. Fish ecology in tropical streams. Pp. 107-145 *in* Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical stream ecology*, Academic Press, Boston, 316p.
- Winemiller, K. O. 2007. Interplay between scale, resolution, life history and food web properties. Pp. 1470–1477 *in* McCann, K. Noakes, D. & N. Rooney (Eds.). *From energetics to ecosystems: the dynamics and structure of ecological systems*. Springer-Verlag, Dordrecht, The Netherlands.

CAPÍTULO III

“COMO AS TRAMAS ALIMENTARES DE RIACHO SE
REESTRUTURAM APÓS UM DISTÚRBIO NATURAL?”

Resumo

Enchentes relâmpagos são conhecidas pela capacidade de alteração das comunidades de riachos, tanto na estrutura física quanto na biota aquática. O aumento do volume e fluxo da água, que levam ao levantamento de sedimento e lavagem do substrato, constituem algumas das mudanças mais frequentes após eventos naturais desse tipo. Notavelmente, tivemos a oportunidade de presenciar a ocorrência de um distúrbio natural na forma de uma enchente relâmpago, que modificou em larga escala a estrutura física de um riacho previamente amostrado, sendo também uma oportunidade para responder “como as tramas alimentares de riacho se reestruturam após um distúrbio natural?”. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi avaliar a estrutura e as propriedades das tramas alimentares no período anterior ao distúrbio e compará-lo aos posteriores, bem como avaliar se há algum padrão temporal que sugira retorno às condições anteriores ao distúrbio. Amostragens de algas, macrófitas, plâncton, meiofauna, invertebrados e peixes foram realizadas em três ocasiões, uma antes do distúrbio (PRED), outra logo após o mesmo (POSD I) e outra, seis meses depois (POSD II). Para a montagem das tramas alimentares foram construídas matrizes binárias com base em análises de dieta de todos os organismos heterotróficos coletados; parâmetros e propriedades das tramas foram calculados para a realização de comparações entre as mesmas. Foi possível observar que a enchente ocasionou uma grande redução dos valores de riqueza, abundância e parâmetros das tramas no período POSD I e subsequente aumento dos mesmos no período POSD II, com exceção da razão presa/predador, que se manteve relativamente estável em todas as amostras, indicando tendência ao retorno desses parâmetros aos valores iniciais. Apesar de ter sido um evento de curta duração, as alterações antrópicas já pré-existentes no local (como ausência de mata ripária, assoreamento e instabilidade do barranco), decorrentes do uso do solo para pastagens e trânsito de gado, agiram como “facilitadores” para o distúrbio, alterando o ambiente de tal forma que uma enchente que talvez não tivesse tamanho impacto sobre a biota, o teve, ressaltando a importância da conservação desses ambientes.

Palavras-chave: trama alimentar, dieta, peixes, invertebrados, enchente relâmpago

Introdução

Entender a natureza das interações interespecíficas e determinar sua influência sobre os padrões e propriedades dinâmicas das comunidades biológicas compreende um dos principais

objetivos da ecologia (Hall & Raffaelli, 1993). De acordo com Pimm et al. (1991), estas interações podem ser representadas na forma de ligações entre espécies, conectando consumidores a recursos, de modo a resultar em uma trama alimentar (Woodward & Hildrew, 2002). Dados empíricos - com um bom nível de identificação taxonômica e com padronização metodológica de cálculos de propriedades - podem fornecer uma base de dados que permite testes de hipóteses mais rigorosos entre comunidades distintas (Townsend et al., 1998), devido à presença de padrões e propriedades que permitem que essa comparação seja realizada; por isso, tramas alimentares são vistas por muitos autores como a melhor forma para compreender o funcionamento dos ecossistemas (Pimm et al., 1991; Cohen et al., 1993; Winemiller & Polis, 1996).

A interpretação ou predição da estrutura e dinâmica das tramas alimentares da maioria dos ecossistemas, por outro lado, é impossível de ser realizada sem o conhecimento básico dos processos abióticos que as envolvem (Winemiller et al., 2006), visto que alterações nesses processos podem levar a modificações na estrutura das comunidades e, consequentemente, nas tramas alimentares. Dentre os principais fatores que podem levar à modificação dos processos abióticos destacam-se as perturbações, sejam elas de origem antrópica ou natural. De acordo com Lake (2000), perturbações podem ser definidas como a combinação de causa e efeito, de modo que o distúrbio é a causa da perturbação e a resposta é o efeito do distúrbio.

De modo geral, ecossistemas de riachos são tidos como bastante sujeitos a perturbações por se encontrarem intimamente relacionados a muitos fatores, como sazonalidade (Closs & Lake, 1994; Allan, 1995; Winemiller & Jepsen, 1998; Silveira et al., 2006; Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007), processos que ocorrem na zona ripária (Gregory, 1992; Nakano & Murakami, 2001; Pusey & Arthington, 2003; Sweeney et al., 2004) e alterações antrópicas (Resh et al., 1988; Belsky, 1999; Harding, 2003; Casatti et al., 2006; Ferreira & Casatti, 2006), podendo ser considerados, portanto, como um bom modelo para estudos dos efeitos dessas alterações. Dentre os agentes causadores de distúrbios naturais em ambientes de riachos, enchentes são tidas como o mais frequente e intenso (Fisher et al., 1982; Effenberger et al., 2008), podendo constituir um evento de grande importância para manutenção da integridade ecológica e produtividade biológica por constituírem fontes primárias de variabilidade ambiental (Poff et al., 1997; Lake, 2000; Dodds, 2002), sendo por isso consideradas o fator dominante na organização de riachos (Effenberger et al., 2008). Contudo, enchentes erosivas (*sensu* Matthews, 1998) podem causar um impacto bastante destrutivo no hábitat físico do riacho,

podendo resultar em alterações em toda a estrutura trófica (Wootton et al., 1996; Townsend et al., 1998) em decorrência da ação de efeitos diretos ou indiretos (Wootton, 1994).

Nesse contexto, o processo de recuperação do riacho implica no retorno do sistema às condições presentes anteriormente ao distúrbio, sendo que o distúrbio em si não está mais atuando (Yount & Niemi, 1990). Em todo estresse ambiental, aspectos como a resposta dos ecossistemas frente ao distúrbio, bem como o modo pelo qual eles se adaptam e se recuperam são de fundamental importância (Kelly & Harwell, 1990). Somado a isso, a velocidade de recolonização de toda a biota pode depender, além destes fatores, das características auto-ecológicas de cada espécie remanescente, como atributos da história de vida (Yount & Niemi, 1990), disponibilidade e acesso a refúgios (Michener & Haeuber, 1998), além de sua resistência (capacidade de suportar o distúrbio, permanecendo na mesma condição durante e após o evento) e resiliência (capacidade de recuperação após o distúrbio) (Pickett & White, 1985; Grimm & Fisher, 1989; Lytle, 2000) frente a impactos naturais e/ou antrópicos. Tal capacidade de recuperação frente a distúrbios tem sido considerada um importante atributo para a integridade de um riacho, sendo que estudos envolvendo esses dois componentes (resistência/resiliência) são tradicionais na ecologia de riachos (Meyer, 1997), especialmente a partir da década de 90 (Stanley et al., 2010).

Face ao universo de impactos aos quais os riachos da região noroeste do estado de São Paulo estão sujeitos (Casatti et al., 2009) e à dificuldade, mas ao mesmo tempo à necessidade, de diferenciar padrões derivados de interferências antrópicas daqueles derivados de eventos naturais, entendemos que o presente estudo representa uma oportunidade ímpar para a compreensão do processo de reestruturação de toda a comunidade e suas relações tróficas através do estudo das tramas alimentares no riacho após um evento natural. Sabe-se que, quando um único evento ocorre, a reestruturação pode se dar em dias (Peterson & Bayley, 1993), semanas (Lonzarich et al., 1998) ou até mesmo anos (Detenbeck et al., 1992) e, neste sentido, o presente estudo traz o ineditismo de avaliar as relações tróficas entre os diferentes componentes da biota aquática e suas respostas ao longo do tempo.

No Brasil, estudos acerca da recolonização de ambientes naturais após distúrbios são escassos dado que, na maioria dos casos, as informações sobre riqueza e abundância da fauna e flora (ou sobre interações entre ambas) em um período anterior aos distúrbios são ausentes. Além disso, o entendimento dos efeitos de um dado distúrbio através do estudo, não apenas das espécies, mas de toda a estrutura trófica de uma comunidade - através da avaliação das propriedades das

tramas – tem o mérito de poder revelar o que acontece na natureza, tanto com as espécies de uma comunidade quanto com o sistema como um todo (Raffaelli, 2005). Notavelmente, tivemos a oportunidade de presenciar a ocorrência de um distúrbio natural na forma de uma enchente relâmpago, que modificou em larga escala a estrutura física de um riacho previamente amostrado, visando ao estudo de relações tróficas na região noroeste do Estado de São Paulo (Ceneviva-Bastos, em prep.), sendo também uma oportunidade para responder “Como as tramas alimentares de riacho se reestruturam após um distúrbio natural?”. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi avaliar a estrutura trófica do riacho através da montagem de tramas alimentares e comparar os parâmetros das mesmas entre os períodos.

Materiais e métodos

a) Área de estudo

O estudo foi realizado no Córrego do Bagaço (20°24'08,5"S 50°16'40,9"W), localizado no município de Vila Nova, noroeste do estado de São Paulo, Brasil. Trata-se de um riacho de primeira ordem, inserido na bacia do rio Turvo, selecionado por representar um típico e bastante comum riacho de pastagem, caracterizado como um canal estreito, desprovido de vegetação ripária, presença de gramíneas em contato com a água e substrato predominantemente arenoso/argiloso.

b) Amostragens e análises

Amostragens foram realizadas em um mesmo trecho do Córrego do Bagaço em três ocasiões, uma anterior ao distúrbio, em 01/09/2007, aqui denominada como “pré-distúrbio” (PRED) e outras duas após o distúrbio (em 16/03/2008 e 16/09/2008), denominadas “pós-distúrbio I” (POSD I) e “pós-distúrbio II” (POSD II), sendo a primeira logo após o mesmo (Figura 1).



Figura 1. Fotos representativas dos períodos de amostragem do Córrego do Bagaço. **A.** Pré-distúrbio (PRED); **B.** Pós-distúrbio I (POSD I); **C.** Pós-distúrbio II (POSD II).

Foi selecionado um trecho de 60 metros de extensão, visando incluir a maior variabilidade possível de meso e micro-habitats. Para orientar as amostragens, sete transectos equidistantes foram posicionados a cada 10 metros, incluindo os limites à montante e à jusante do trecho. Os descritores físicos e químicos da água (condutividade, pH, turbidez, oxigênio dissolvido e temperatura) foram mensurados com equipamento eletrônico Horiba®, modelo U-10. Dentre os descritores físicos e estruturais, foram mensurados: largura, profundidade e velocidade da corrente, esta última avaliada em três pontos ao longo de cada transecto por 30 segundos, com três réplicas em cada ponto; também foi avaliada, por meio de estimativas visuais e com o auxílio de visores, a composição percentual de tipos de substrato (como areia, silte, cascalho) e a porcentagem de ocupação do substrato por produtores, ambos ao longo de todo o trecho.

Organismos planctônicos foram amostrados com redes de plâncton (malha 45 μ m) em todos os transectos, por cerca de quatro minutos cada amostra. Macroalgas bentônicas foram estimadas visualmente *in loco* com auxílio de um observador subaquático com fundo de vidro, antes e depois de cada transecto, em lados opostos do mesmo (total de seis amostras), seguindo metodologia modificada a partir de Necchi (2004). O mesmo procedimento foi aplicado para a amostragem de macrófitas aquáticas e amostras de cada morfoespécie registrada em campo foram levadas ao laboratório para posterior identificação. A meiofauna foi amostrada com o auxílio de um tubo de PVC, com diâmetro de 10 cm, enterrado cerca de 15 cm nos transectos pares (total de três amostras).

Macroinvertebrados bentônicos foram amostrados com rede Surber (malha 60 μ m), lavando-se o substrato durante um minuto nos transectos ímpares (total de quatro amostras); macroinvertebrados nectônicos foram amostrados com passagens de rede D (malha 60 μ m), com

esforço padronizado de um minuto a cada dez metros de extensão. Também foram recolhidos todos os macroinvertebrados coletados durante a pesca elétrica, que fora empregada para a coleta de peixes em duas passagens (somando cerca de 50 minutos) rio acima, com intervalos de 20 minutos entre a primeira e a segunda passagem (Casatti et al., 2006). Todos os exemplares estão depositados na coleção de Peixes do Departamento de Zoologia (DZSJRP) do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, IBILCE-UNESP, São José do Rio Preto, SP, Brasil. Por fim, amostragens qualitativas de perífiton (epífíton, epilítton, epipélton) e outros organismos localizados fora dos quadrados foram realizadas ao longo de todo o trecho. Os pontos de amostragem de cada grupo ao longo do trecho estão representados na Figura 2.

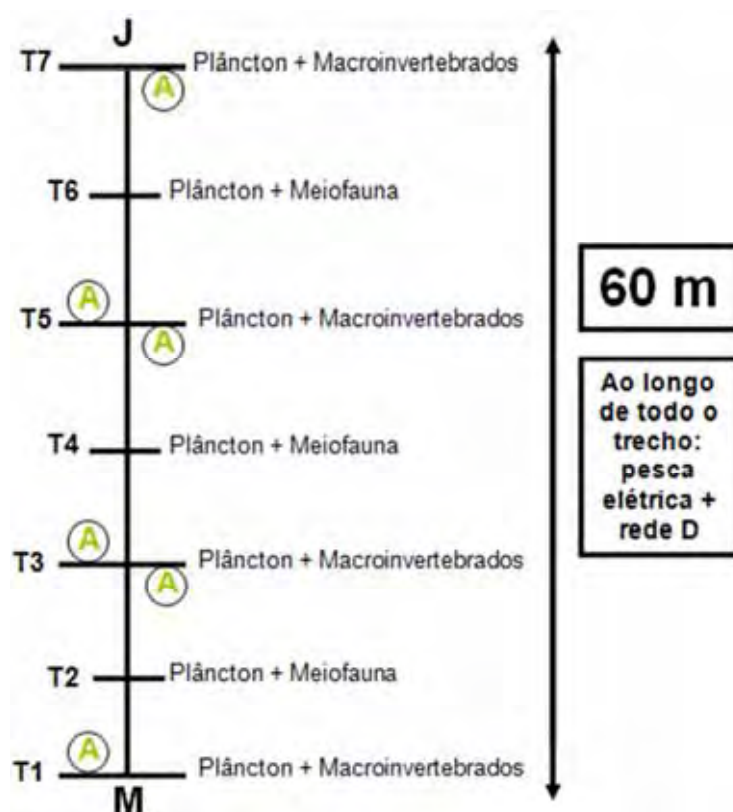


Figura 2. Esquema de amostragem da comunidade do Córrego do Bagaço, riacho de 1ª ordem localizado no município de Vila Nova, bacia do rio Turvo, noroeste do estado de São Paulo. A – amostragem de macroalgas bentônicas e macrófitas; J – jusante; M – montante; T - transecto.

Às amostras de plâncton (150 ml) foi adicionada água carbonatada (5 ml) como anestésico antes da adição de formaldeído (15 ml), de modo a obter uma concentração final de 10%. Macroalgas bentônicas, macrófitas aquáticas, perífiton e meiofauna foram diretamente fixadas em

solução de formaldeído a 4%, ao passo que os macroinvertebrados nectônicos e peixes foram anestesiados, fixados em solução de formaldeído a 10% e, após 72 horas, transferidos para etanol 70%, meio em que estão conservados.

A riqueza e abundância de organismos heterotróficos foram avaliadas nas três amostras (PRED, POSD I e POSD II), assim como a porcentagem de ocupação do substrato por produtores. Os componentes da diversidade (riqueza e uniformidade) foram representados para produtores, invertebrados e peixes, através de curvas de distribuição da abundância de espécies (ou curva de importância de espécies cf. Brower & Zar, 1984), método selecionado por permitir a comparação da distribuição das abundâncias entre comunidades distintas (McGill et al., 2007), no caso, amostradas com diferentes métodos. A representação gráfica (*abundance plot*) das curvas foi obtida com o auxílio do programa BioDiversity Pro (McAleece et al., 1997) e a avaliação do modelo que melhor representa os dados (para cada comunidade em cada amostra), foi testada para cada modelo (log normal, log series, geométrico, *broken stick*) no programa PAST (Hammer et al., 2001). O teste dos modelos foi feito por meio da comparação, através do teste χ^2 , entre as frequências esperadas e as obtidas; neste caso, valores de p não significativos implicam no aceite do modelo testado, visto que os dados observados não diferem significativamente dos previstos pelo modelo (Magurran, 2004).

b) Análises de dieta e montagem das tramas

A dieta de todos os organismos heterotróficos coletados foi determinada através da análise de conteúdos gástricos e os itens alimentares foram identificados com a menor resolução taxonômica possível para o estabelecimento dos elos da cadeia; os macroinvertebrados foram decapitados e o tubo digestivo completo foi removido por meio de incisão ventral, assim como o foram os estômagos dos peixes. Para ambos, o material ingerido foi quantificado pela estimativa (porcentagem) da área de ocupação de cada item alimentar dentro o total de itens ingeridos (conteúdo gástrico total). O conteúdo alimentar de hemípteros predadores não pôde ser identificado devido à dieta líquida desses animais (aparelho bucal sugador).

Todas as espécies amostradas e submetidas às análises de dieta foram utilizadas para a construção das tramas alimentares. Primeiramente, foram construídas matrizes binárias (uma para cada amostra) de interações entre predador e presa, com todas as espécies nas linhas e nas colunas, de modo que a presença de interação entre ambos, com base na análise de dieta, indicada na matriz como “1”, equivale a um elo da rede trófica (Cohen et al., 1990). Após a montagem das

matrizes os seguintes parâmetros foram calculados (de acordo com Pimm et al., 1991): número de espécies tróficas (S), número de elos (L), densidade de elos (L/S), número de espécies intermediárias (que possuem tanto presas como predadores), número de espécies de topo (que possuem presas, mas não predadores), número de presas (soma das espécies intermediárias e basais), número de predadores (soma das espécies intermediárias e de topo), razão presa/predador, comprimento máximo da cadeia (calculado pelo número máximo de elos entre uma espécie basal e uma de topo), comprimento mínimo da cadeia (número mínimo de elos entre uma espécie basal e uma de topo) e conectância, dada por $C = 2L/S(S-1)$.

É importante mencionar que o parâmetro “número de espécies basais” não corresponde necessariamente ao das espécies que, de fato, estão na base da cadeia, já que tal parâmetro é definido como espécies que possuem predadores, mas não presas (Pimm et al., 1991). Seguindo a definição, todas as espécies “não predadoras” (tais como as que não foram coletadas, mas foram registradas em conteúdos gástricos e as que estavam de tubo digestivo vazio) seriam posicionadas como espécies basais. Assim, para evitar esta interpretação equivocada, base da cadeia no presente estudo foi dada por produtores (como diatomáceas e macroalgas), FPOM (matéria orgânica fina particulada), CPOM (matéria orgânica grossa particulada, constituída principalmente por fragmentos de origem vegetal), fungos (hifas e esporos de Hyphomycetes e Oomycetes), raízes finas em rede (oriundas da vegetação ripária, presentes em tufo na água sob os barrancos), sementes e invertebrados terrestres (apesar dos invertebrados terrestres não serem organismos de base nas cadeias terrestres, podem ser considerados como base para a cadeia dos riachos, visto que entram como recurso alóctone – assim como as sementes – para invertebrados aquáticos e peixes) (Martinez, 1991).

Resultados

Com relação aos descritores físicos e químicos amostrados, as principais diferenças observadas foram um aumento da largura, profundidade e velocidade médias do trecho logo após o distúrbio (POSD I) e posterior redução a valores intermediários no período pós-distúrbio II (Tabela I).

Tabela I. Descritores físicos e químicos amostrados no Córrego do Bagaço nos períodos pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II).

	PRED	POSD I	POSD II
Oxigênio dissolvido (mg/l)	5	6,3	8,2
Condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	20	0,08	0,047
pH	7,46	8,4	7,29
Turbidez (NTU)	2	29	3
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	23,2	23,2	21,6
Largura (m)	1,74	2,12	1,86
Profundidade (cm)	14,56	25,09	22,86
Velocidade média da corrente (m/s)	0,09	0,17	0,15
Substrato predominante	areia / silte	seixo / rocha	silte

Foram amostrados 13 gêneros de produtores na fase pré-distúrbio (PRED, Tabela II). Na fase seguinte (POSD I) a composição se alterou drasticamente, restando apenas um gênero de alga e um gênero de macrófita, o que novamente reforça a atuação e magnitude da enchente, provocando a retirada da maioria dos organismos que compunham a fração produtora da comunidade do riacho. Houve uma perda de 96% da cobertura vegetal inicial. Na terceira fase (POSDII) houve o restabelecimento de três gêneros presentes anteriormente à enchente e a ocorrência de outros gêneros até então não registrados, como *Spirogyra* e *Chaetophora*. Apesar da recolonização de alguns representantes da fase inicial, a porcentagem de cobertura de algas e macrófitas registrada na fase POSD II demonstra uma redução de aproximadamente 52% da cobertura original do riacho.

Tabela II. Porcentagem de cobertura de algas e macrófitas, amostradas nas fases pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II).

Gênero	PRED	POSD I	POSD II
<i>Oedogonium</i>	2,5	1,0	-
<i>Zygnema</i>	1,7	-	-
<i>Spirogyra</i>	-	-	5,0
<i>Chaetophora</i>	-	-	15,0
<i>Heteranthera</i>	4,2	-	-
<i>Echinodorus</i>	29,2	-	-
<i>Diodia</i>	2,5	-	-
<i>Mikania</i>	1,7	-	-
<i>Myriophyllum</i>	4,2	-	8,3
<i>Brachiaria</i>	6,7	1,7	-
<i>Centella</i>	4,2	-	-
<i>Ranunculus</i>	4,2	-	6,7
<i>Ludwigia</i>	6,7	-	1,7
<i>Cyperus</i>	2,5	-	-
<i>Baccharidastrium</i>	0,8	-	-
Total	70,8	2,7	36,7

A composição inicial de consumidores invertebrados contava com 66 morfo-espécies (Tabela III), que foram reduzidas a 42% na primeira amostragem após o distúrbio. Após a queda drástica no número de indivíduos, que contava com 2.128 exemplares no período anterior à enchente, reduzindo a 352 indivíduos (83% de perda em abundância) na fase subsequente ao distúrbio (POSD I), a abundância de macroinvertebrados mostrou um aumento na fase posterior, somando 1.117 exemplares na amostragem POSD II.

Tabela III. Composição e abundância de consumidores nas fases pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II).

Ordem	Família	Gênero	PRED	POSD I	POSD II
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	11	1	12
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Americabaetis</i>	97	50	163
		<i>Apobaetis</i>	4	-	10
		<i>Cryptonympha</i>	1	-	4
		<i>Callibaetis</i>	-	-	43
		<i>Aturbina</i>	-	-	5
	Leptohyphidae	<i>Traverhyphes</i>	11	4	16
		<i>Tricorythodes</i>	3	-	1
		<i>Tricorythopsis</i>	1	-	-
	Caenidae	<i>Caenis</i>	-	-	1
	Leptolhebiidae	<i>Farrodes</i>	98	-	11
Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	18	1	20
		<i>Leptonema</i>	143	44	210
		<i>Macronema</i>	8	-	7
		<i>Macrostemum</i>	16	1	3
	Hidrottilidae	<i>Hydroptila</i>	-	-	-
	Policentropodidae	<i>Cyrnellus</i>	-	1	-
	Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	2	1	1
	Odontoceridae	<i>Marilia</i>	6	7	20
	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	-	-	60
Diptera	Chironomidae	<i>Cladopelma</i>	3	-	-
		<i>Tanytarsus</i>	3	-	-
		<i>Polypedillum (Tripodura)</i>	1	7	2
		<i>Chironominae ind.</i>	8	-	-
		<i>Onconeura</i>	102	4	2
		<i>Cricotopus sp1</i>	19	5	20
		<i>Rheotanytarsus sp1</i>	4	-	2
		<i>Parachironomus sp2</i>	1	-	2
		<i>Endotribelos</i>	1	-	-
		<i>Thienemanniella sp1</i>	10	-	1
		<i>Parametriocnemus</i>	33	-	5
		<i>Corynoneura sp1</i>	1	-	-
		<i>Nanocladius</i>	3	-	3
		<i>Stenochironomus</i>	1	-	-
		<i>Pentaneura</i>	15	-	5
		<i>Ablabesmyia (Karelia)</i>	4	-	4
		<i>Labrundinia sp2</i>	1	-	-
		<i>Tanypodinae ind.</i>	2	-	-
		<i>Denopelopia</i>	1	-	-
		<i>Polypedillum sp2</i>	-	7	35
		<i>Polypedillum gen. Falax</i>	-	1	1
		<i>Fissimentum</i>	-	1	-
		<i>Beardius sp1</i>	-	-	1

Continua

Ordem	Família	Gênero	PRED	POSD I	POSD II
		<i>Harnischia</i> sp3	-	-	1
		<i>Dicrotendipes</i> sp3	-	-	1
		<i>Gr. Thienemannimyia</i>	-	-	4
	Simuliidae	<i>Simulium</i>	967	145	13
	Empididae	gen. ind.	1	-	-
	Tipulidae	gen. ind.	2	-	-
	Tabanidae	gen. ind.	-	-	3
	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>	-	-	4
		gen.ind.	-	-	1
	Dixidae	gen. ind.	1	-	3
Hemiptera	Naucoridae	<i>Limnocoris</i>	191	43	225
		<i>Ambrysus</i>	2	2	1
	Gerridae	<i>Halobatopsis</i> sp1	4	-	21
	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	1	2	-
	Velidae	<i>Rhagovelia</i> sp1	-	-	6
		<i>Microvelia</i>	1	-	-
	Notonectidae	<i>Martarega</i>	-	1	-
Coleoptera	Elmidae	sp1	46	2	15
		Larva C	-	-	4
		Larva D	-	-	1
		Larva E	-	-	2
		<i>Elminae</i> sp1	-	-	3
		<i>Hexacylloepus</i> sp1	-	-	7
		<i>Hexacylloepus</i> sp2	-	-	7
		<i>Heterelmis</i>	-	-	1
		<i>Macrelmis</i>	-	-	2
	Fam. Ind.	gen ind.	-	-	1
	Hydrophilidae	gen. ind.	-	1	2
	Girinidae	gen. ind.	-	-	2
	Hydrochidae	gen. ind.	1	-	-
	Dytiscidae	gen. ind.	-	-	2
	Hydraenidae	gen. ind.	1	-	-
	Scirtidae	gen. ind.	1	-	-
Lepidoptera	Pyralidae	sp1	1	-	-
		sp2	1	-	-
Odonata	Aeshnidae	<i>Rhionaeshna</i>	6	-	-
		<i>Neuraeshna</i>	1	-	-
	Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	45	4	7
	Libellulidae	gen. ind.	2	-	-
		<i>Brechmorhoga</i>	55	-	8
		<i>Elasmothemis</i>	21	-	18
		<i>Planiplax</i>	20	-	7
		<i>Perithemis</i>	-	2	-
		<i>Anatya</i>	3	-	2
		<i>Erythrodiplax</i>	7	-	3

Continua

Ordem	Família	Gênero	PRED	POSD I	POSD II
		<i>Tramea</i>	9	-	9
		<i>Oligoclada</i>	-	-	1
		<i>Macrothemis</i>	6	-	10
		<i>Diastops</i>	1	-	-
	Gomphidae	<i>Gomphoides</i>	5	-	-
		<i>Phyllocycla</i>	25	1	8
		<i>Progomphus</i>	6	-	8
	Coenagrionidae	gen. ind.	29	2	12
		<i>Argia</i>	8	-	-
Crustacea	Palemonidae	<i>Macrobrachium</i>	26	3	10
	Trichodactylidae	<i>Dilocarcinus</i>	-	9	-
Annelida	Oligochaeta	gen. ind.	-	-	11
Nematoda	Fam. Ind.	gen. ind.	-	-	1
Total			2.128	352	1.117

Com relação aos consumidores vertebrados, foram registradas 20 espécies na fase PRED, com redução da riqueza na fase POSD I e aumento na fase seguinte (Tabela IV). Na fase POSD I não houve registro de sete espécies de peixes anteriormente registradas, representando diminuição de 40% na abundância. *Prochilodus lineatus*, *Moenkhausia sanctaefilomenae*, *Salminus hilarii*, *Hoplias malabaricus* e *Satanoperca pappaterra* não foram amostrados na fase seguinte.

Tabela IV. Composição e abundância de peixes nas fases pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I e II (POSD I e POSD II, respectivamente).

Espécies	PRED	POSD I	POSD II
<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>	14	3	14
<i>Astyanax altiparanae</i>	50	18	15
<i>Astyanax fasciatus</i>	13	-	4
<i>Characidium zebra</i>	16	6	12
<i>Cichlasoma paranaense</i>	-	-	2
<i>Corydoras aeneus</i>	-	2	-
<i>Gymnotus carapo</i>	31	16	5
<i>Hemigrammus marginatus</i>	15	5	1
<i>Hoplias malabaricus</i>	3	-	-
<i>Hypostomus ancistroides</i>	5	28	39
<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	3	6	14
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	1	-	-
<i>Oligosarcus pinto</i>	1	1	-
<i>Parodon nasus</i>	2	7	7
<i>Piabina argenta</i>	23	8	8
<i>Prochilodus lineatus</i>	3	-	-
<i>Salminus hilarii</i>	1	-	-
<i>Satanoperca pappaterra</i>	1	-	-
<i>Serrapinnus heterodon</i>	36	-	-
<i>Serrapinnus notomelas</i>	22	1	10
<i>Staindachnerina insculpta</i>	7	1	4
Total	255	102	136

As relações entre riqueza e dominância das comunidades de produtores, invertebrados e consumidores estão representadas pelas curvas de abundância de espécies (Figuras 3-5); de modo geral, a comunidade de peixes foi a que apresentou distribuição mais equitativa entre as três amostras (PRED, POSD I e POSD II), ao passo que comunidades de produtores e invertebrados demonstram destacada predominância de *Echinodorus* e *Simulium*, respectivamente, no período pré-distúrbio.

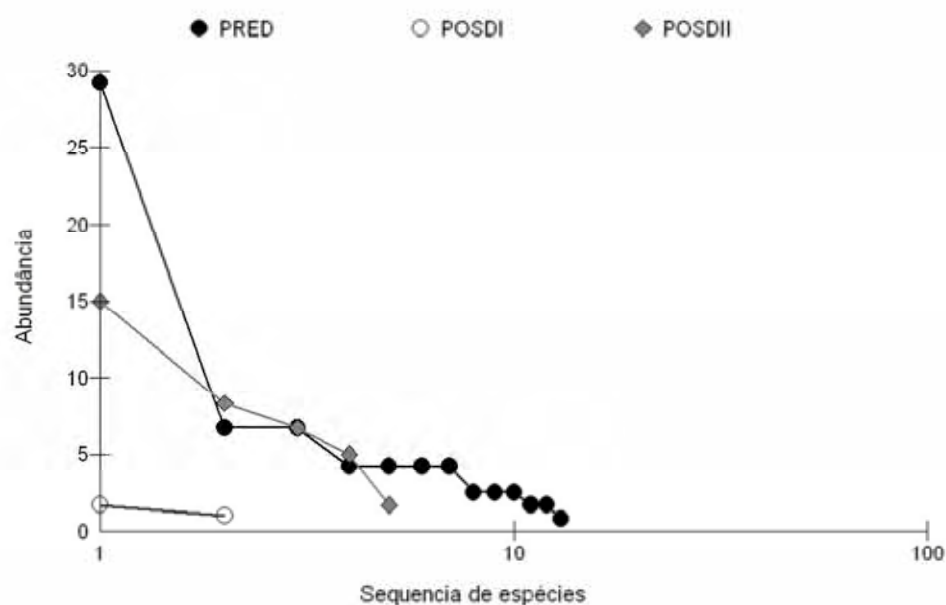


Figura 3. Curva de importância de produtores amostrados no Córrego do Bagaço nas fases pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II).

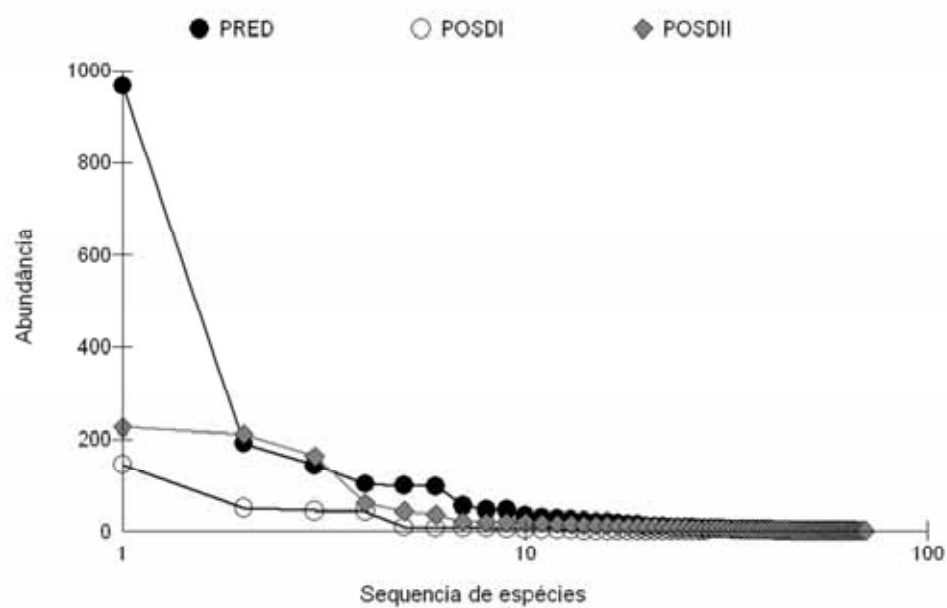


Figura 4. Curva de importância de invertebrados amostrados no Córrego do Bagaço nas fases pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II).

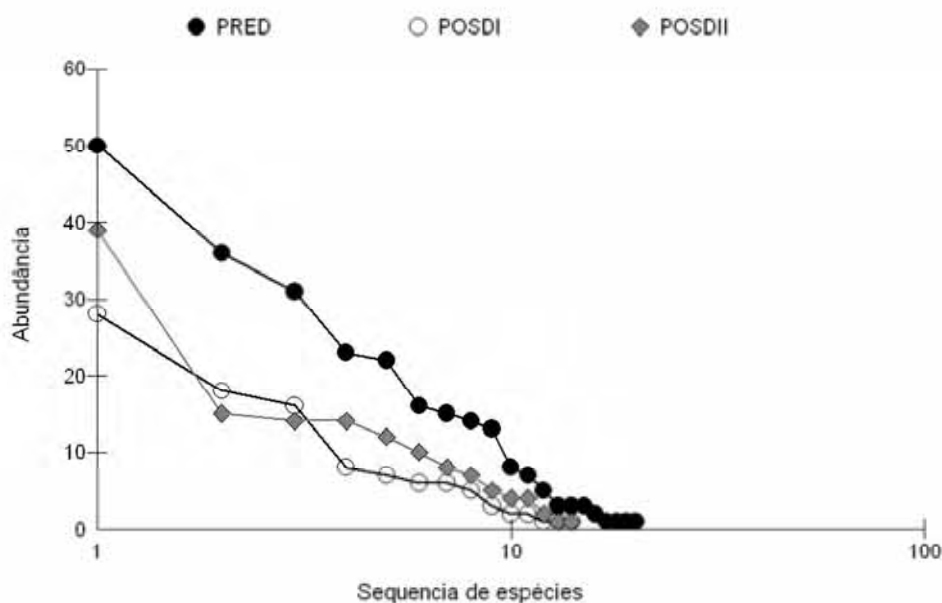


Figura 5. Curva de importância de peixes amostrados no Córrego do Bagaço nas fases pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSDI) e pós-distúrbio II (POSDII).

Após as análises de dieta, o número total de espécies tróficas aumentou para 165 devido à ingestão de táxons que não haviam sido coletados, que foram incluídos nas tramas. Assim como os resultados da estrutura quantitativa, as tramas apresentaram, de modo geral, complexidade crescente após o distúrbio, com tendências ao retorno às condições anteriores ao mesmo. Em todas as amostras foi possível observar que matéria orgânica fina particulada (FPOM) constituiu o principal recurso basal consumido, seguido de matéria vegetal fragmentada (CPOM) (números 1 e 2 nos diagramas), algas como *Oedogonium*, *Microspora* e *Spirogyra*, fungos e demais produtores; maior herbivoria foi observada no período pré-distúrbio, reduzida posteriormente a 20% no período pós-distúrbio I e voltando a 73% da inicial no pós-distúrbio II.

Com relação aos consumidores, o primeiro nível trófico foi o que apresentou maior número de espécies devido ao elevado consumo de itens basais. Dentre as espécies tróficas intermediárias de maior importância na dieta de muitos táxons encontram-se os ostrácodas, os quironomídeos *Cricotopus*, *Corynoneura*, *Rheotanytarsus* e *Polypedillum*, simulídeos e os efemerópteros *Americabaetis*, *Farrodes* e *Traverhyphes*. Todos os peixes, com exceção de *Serrapinnus heterodon* (que foi predado por *Crenicichla britski*), foram considerados espécies de topo pela ausência de predadores.

Cada espécie trófica presente nos diagramas das tramas alimentares encontra-se neles representada por um número (Tabela V) e as relações de predação estão representadas pelas setas entre os números, direcionadas para o predador. Nos diagramas das tramas alimentares (Figuras 6-8) os táxons estão representados pelos quadrados e aqueles que não tiveram presas, mas certamente são predadores (tais como hemípteros e outros cujas presas específicas não puderam ser identificadas) estão representados com (?); elos pontilhados representam a dieta de exemplares que estavam de estômago vazio ou que foram registrados apenas em conteúdos estomacais de outros táxons (ou seja, não foram coletados) e tiveram, portanto, sua dieta determinada com base em dados de outras amostras ou da literatura.

Tabela V. Lista de espécies tróficas e seus respectivos números, utilizados na representação das relações alimentares avaliadas no Córrego do Bagaço nos períodos pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II).

1	FPOM	34	<i>Trichodactylus</i>	67	<i>Parachironomus</i>	100	<i>Waltzohyphius</i>	133	<i>Hexacylloepus</i>
2	CPOM	35	Hydracarina	68	<i>Parametriocnemus</i>	101	<i>Anacroneuria</i>	134	<i>Hexanchorus</i>
3	Hyphomycetes	36	Nematoda	69	<i>Pentaneura</i>	102	<i>Chimarra</i>	135	<i>Macrelmis</i>
4	Oomycetes	37	Oligochaeta	70	<i>Phaenospectra</i>	103	<i>Cynellus</i>	136	<i>Microcyllloepus</i>
5	Vegetal superior	38	Mollusca	71	<i>Polypedillum</i>	104	<i>Helicopsyche</i>	137	<i>Neelmis</i>
6	Raizes	39	<i>Biomphalaria</i>	72	<i>Procladius</i>	105	<i>Hydroptila</i>	138	<i>Xenelmis</i>
7	Sementes	40	Hydrobiidae	73	<i>Pseudochironomus</i>	106	<i>Leptonema</i>	139	Ditiscidae
8	Invertebrados terrestres	41	Pyrilidae	74	<i>Rheotanytarsus</i>	107	<i>Macronema</i>	140	Gyrinidae
9	Bactérias filamentosas	42	<i>Ablabesmyia</i>	75	<i>Stempellina</i>	108	<i>Macrostemum</i>	141	Lutrochidae
10	Diatomáceas	43	<i>Alotanypus</i>	76	<i>Stenochironomus</i>	109	<i>Marilia</i>	142	Hemiptera
11	<i>Bulbochaete</i>	44	<i>Axarus</i>	77	<i>Tanytarsini</i> gên. D	110	<i>Oxyethira</i>	143	<i>Limnochoris</i>
12	<i>Calothrix</i>	45	<i>Beardius</i>	78	<i>Tanytarsus</i>	111	<i>Phylloicus</i>	144	<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>
13	<i>Chlosterium</i>	46	<i>Caladomyia</i>	79	<i>Thienemaniella</i>	112	<i>Polycentropus</i>	145	<i>Astyanax altiparanae</i>
14	<i>Cosmarium</i>	47	Chironomidae	80	Ceratopogonidae	113	<i>Smicridea</i>	146	<i>Astyanax fasciatus</i>
15	<i>Desmidium</i>	48	<i>Chironomus</i>	81	<i>Atrichopogon</i>	114	<i>Triplectides</i>	147	<i>Characidium zebra</i>
16	<i>Lyngbia</i>	49	<i>Cladopelma</i>	82	Culicidae	115	<i>Anatya</i>	148	<i>Ciclasoma paranaense</i>
17	<i>Microcoleus</i>	50	<i>Coelotanypus</i>	83	Dixidae	116	<i>Argia</i>	149	<i>Corydoras aeneus</i>
18	<i>Microspora</i>	51	<i>Corynoneura</i>	84	Empididae	117	<i>Brechmorhoga</i>	150	<i>Grenichila britski</i>
19	<i>Mougeotia</i>	52	<i>Cricotopus</i>	85	Muscidae	118	Coenagrionidae	151	<i>Gymnotus carapo</i>
20	<i>Oedogonium</i>	53	<i>Cryptochironomus</i>	86	<i>Simulium</i>	119	<i>Elasmothermis</i>	152	<i>Hemigrammus marginatus</i>
21	<i>Phormidium</i>	54	<i>Denopelopia</i>	87	Tabanidae	120	<i>Erythrodiplex</i>	153	<i>Hypostomus ancistroides</i>
22	<i>Pleurotaenium</i>	55	<i>Dicrotendipes</i>	88	Tipulidae	121	Gomphoides	154	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>
23	<i>Scytonema</i>	56	<i>Endotribelos</i>	89	<i>Americabaetis</i>	122	<i>Hetaerina</i>	155	<i>Moerkhausia sanctaefilomenae</i>
24	<i>Sphaerocystis</i>	57	<i>Fissimentum</i>	90	<i>Apobaetis</i>	123	Libellulidae	156	<i>Oligosarcus pintoi</i>
25	<i>Spyrogira</i>	58	<i>gr. Thienemannimyia</i>	91	<i>Aturbina</i>	124	<i>Macrothemis</i>	157	<i>Parodon nasus</i>
26	<i>Zygnema</i>	59	<i>Gymnometriocnemus</i>	92	<i>Baetodes</i>	125	<i>Oligoclada</i>	158	<i>Peixe (larva)</i>
27	<i>Tecameba</i>	60	<i>Harnischia</i>	93	<i>Caenis</i>	126	<i>Perithemis</i>	159	<i>Piabina argentea</i>
28	Cladocera	61	<i>Labrundinia</i>	94	<i>Callibaetis</i>	127	<i>Phyllocycla</i>	160	<i>Prochilodus lineatus</i>
29	<i>Daphnia</i>	62	<i>Larsia</i>	95	<i>Cryptonympha</i>	128	<i>Planiplax</i>	161	<i>Salminus hilari</i>
30	Copepoda	63	<i>Lauterborniella</i>	96	Ephemeroptera	129	<i>Progomphus</i>	162	<i>Satanoperca papaterra</i>
31	Chidoriidae	64	<i>Lopescladius</i>	97	<i>Farrodes</i>	130	<i>Tramea</i>	163	<i>Serrapinus heterodon</i>
32	Ostracoda	65	<i>Nanocladius</i>	98	<i>Traverhyphes</i>	131	Elmidae larva C	164	<i>Serrapinus notomelas</i>
33	<i>Hyalella</i>	66	<i>Onconeura</i>	99	<i>Tricorythodes</i>	132	<i>Heterelmis</i>	165	<i>Staidachnerina insculpta</i>

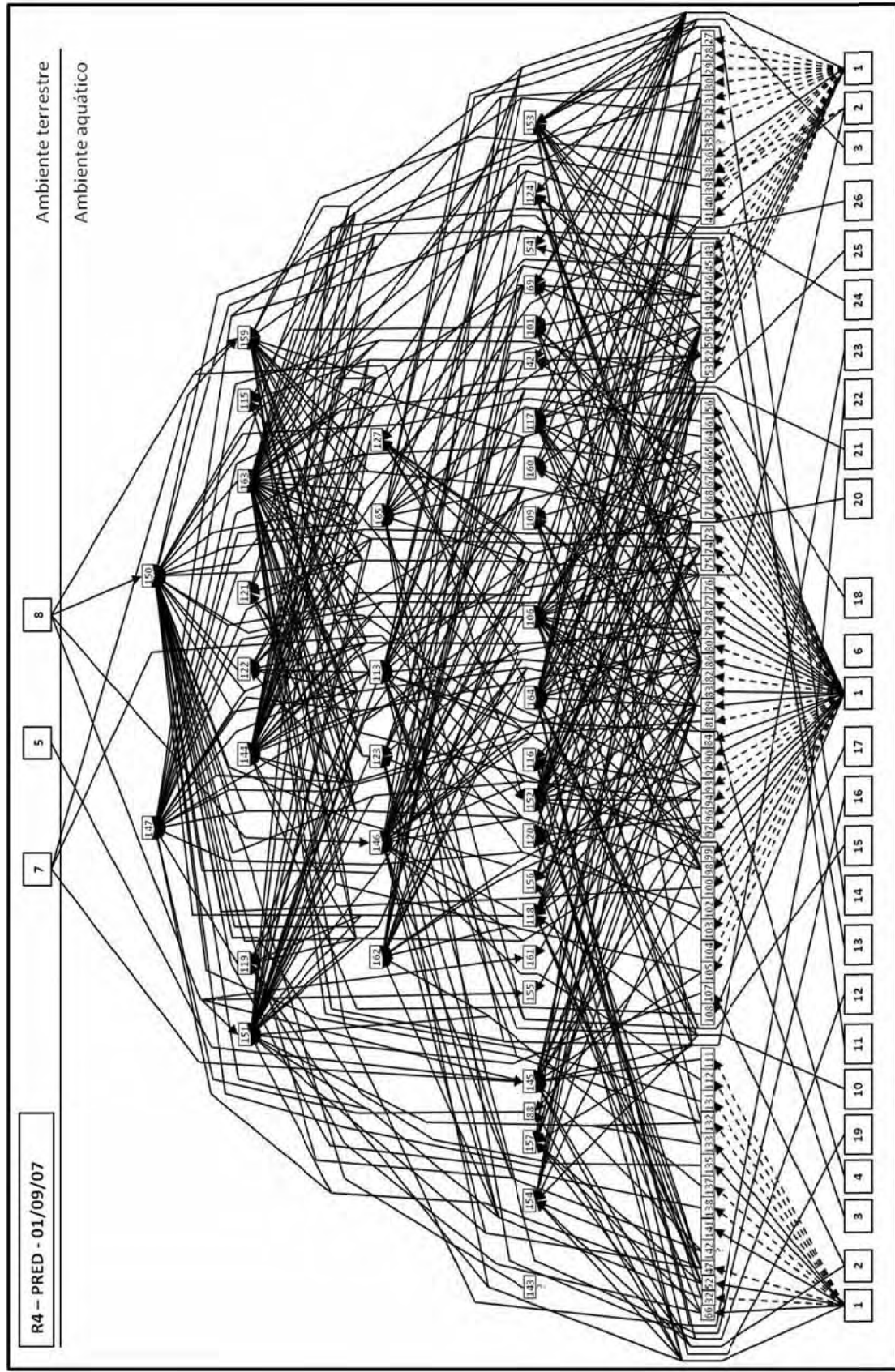


Figura 6. Diagrama da teia alimentar do Córrego do Bagaço no período pré-distúrbio (PRED).

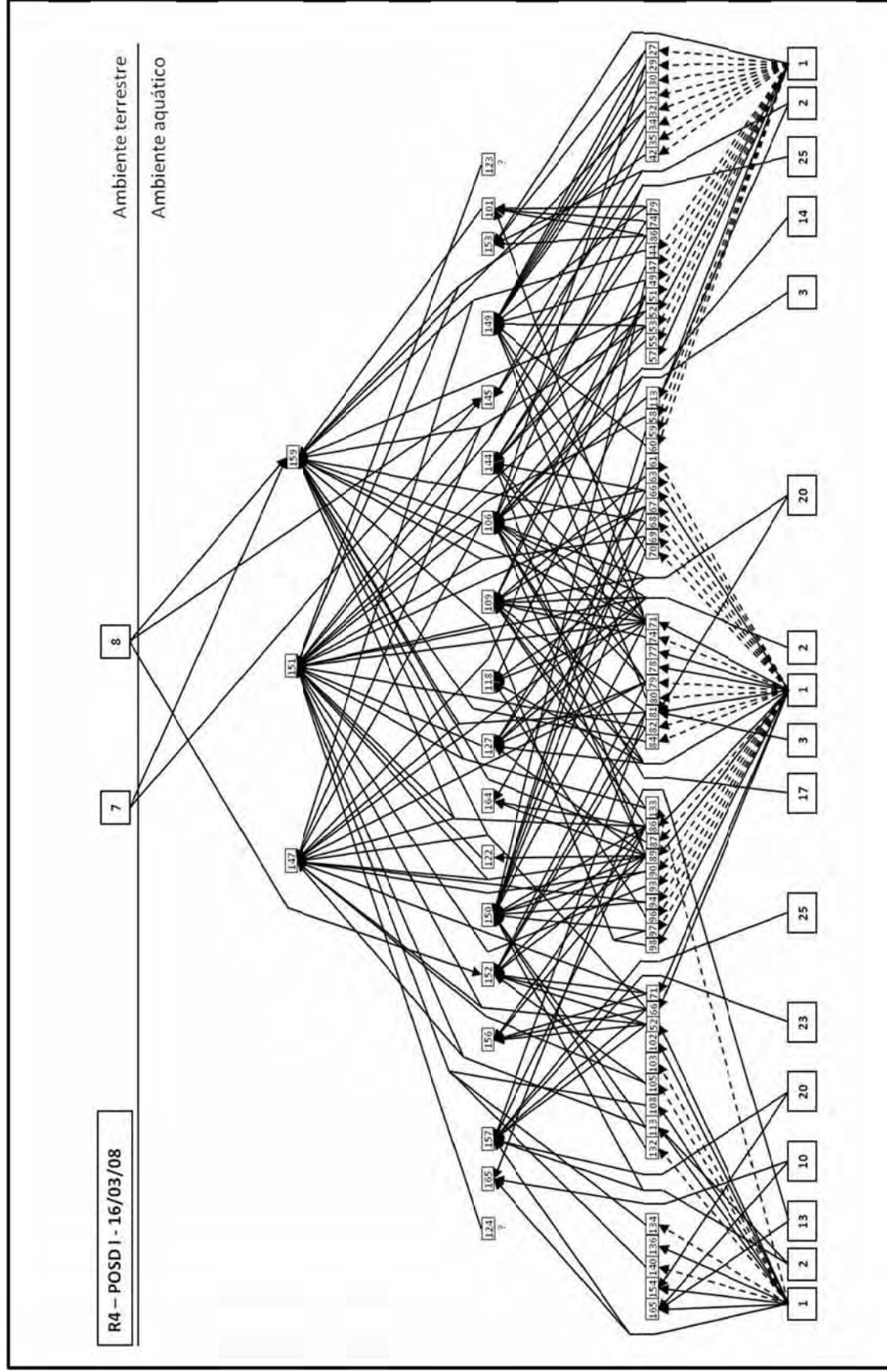


Figura 7. Diagrama da teia alimentar do Córrego do Bagaço no período pós-distúrbio I (POSD I).

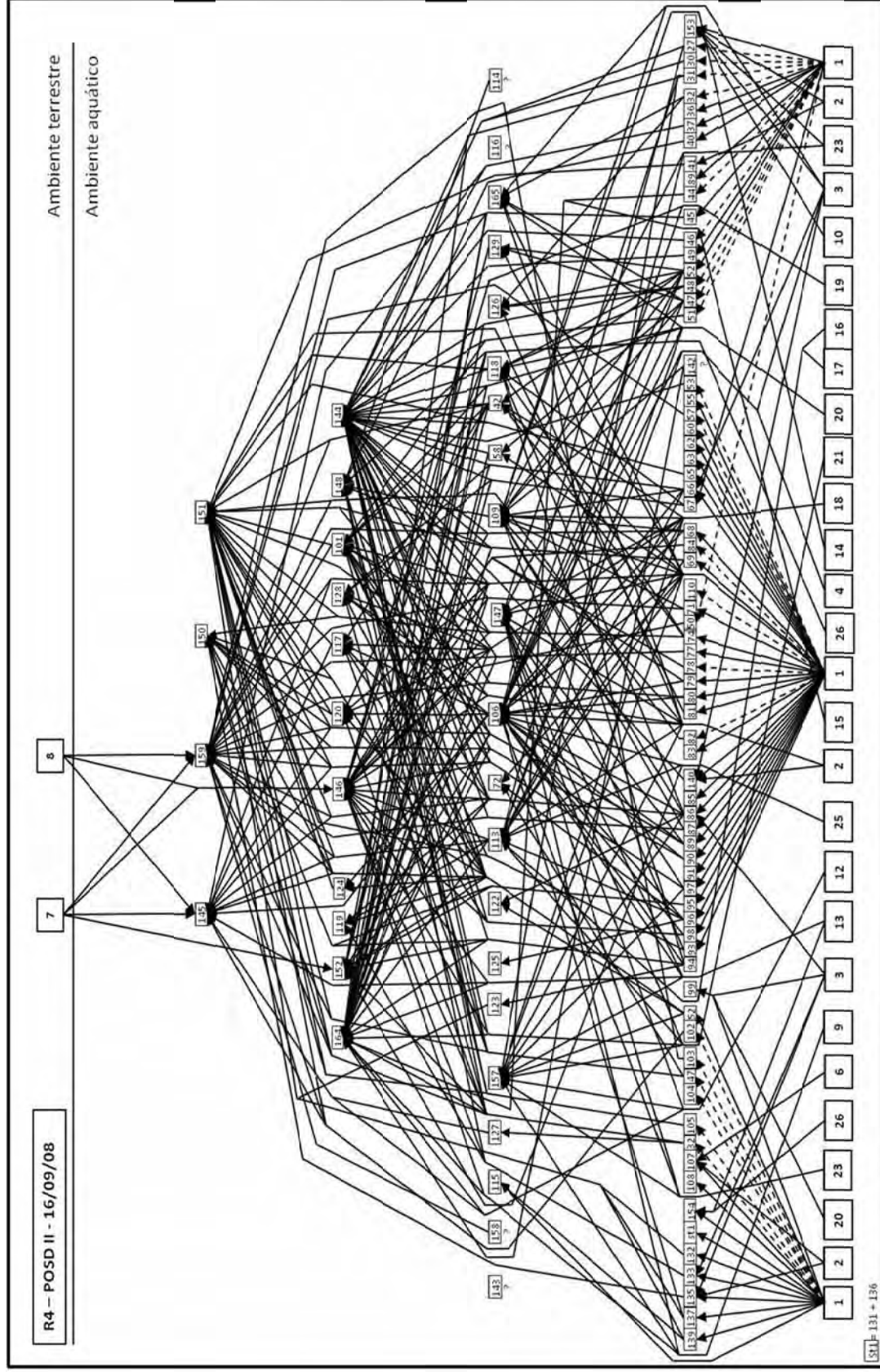


Figura 8. Diagrama da teia alimentar do Córrego do Bagaço no período pós-distúrbio II (POSD II).

De modo geral, a maioria dos valores dos parâmetros das tramas acima foram maiores no período pré-distúrbio, diminuindo significativamente no período pós-distúrbio I e aumentando novamente no pós-distúrbio II (Tabela VI); a razão presa/predador e a conectância foram os parâmetros que sofreram menores variações e o único que não apresentou variação alguma foi o comprimento mínimo da cadeia.

Tabela VI. Parâmetros das tramas alimentares construídas para os três períodos amostrais -pré-distúrbio (PRED), pós-distúrbio I (POSD I) e pós-distúrbio II (POSD II) - do Córrego do Bagaço.

Parâmetros R4	PRED	POSD I	POSD II
Número de espécies (S)	135	88	127
Número de elos (L)	538	197	407
Densidade de elos (L/S)	3,99	2,24	3,20
Número de espécies basais	20	9	18
Número de espécies intermediárias	80	57	74
Número de espécies de topo	35	22	35
Número de presas	100	66	92
Número de predadores	115	79	109
Razão presa/predador	0,87	0,84	0,84
Comprimento máximo da cadeia	5	3	4
Comprimento mínimo da cadeia	1	1	1
Conectância	0,06	0,05	0,05
Número de níveis tróficos	5	3	4

Discussão

Por constituírem ambientes continuamente sujeitos a perturbações de natureza físico-químicas, como mudanças nos padrões de fluxo, riachos são tidos como ótimos modelos para estudos envolvendo distúrbios (Townsend et al., 1997; Brenda et al., 2004). O estudo do papel ecológico dos distúrbios nesses ambientes, intensificado a partir da década de 90 (Stanley et al., 2010), tem fornecido importantes contribuições à teoria ecológica no que diz respeito à sua influência no funcionamento de ecossistemas (Brenda et al., 2004; Thompson & Lake, 2010), dado o reconhecimento do papel dos distúrbios como fonte de variabilidade espacial e temporal (Resh et al., 1988; Walters & Post, 2008). Enchentes, por exemplo, podem tanto levar à destruição de manchas de hábitat como à criação de novas manchas que, por sua vez, são colonizadas pela biota aquática quando o fluxo novamente se estabiliza (Lake, 2000). Apesar dessa visão de equilíbrio das comunidades (cf. Stanley et al., 2010), o conceito de dinâmica de manchas incorpora a importância de perturbações periódicas, refúgios e

colonização na manutenção das comunidades em um mosaico de manchas (de condições físicas e comunidades biológicas) interconectadas dinamicamente (Pringle et al., 1988; Townsend, 1989; Winemiller et al., 2010). Implícita nesse conceito está a susceptibilidade diferencial de manchas distintas a distúrbios, bem como seu diferencial uso como refúgio (Thompson & Lake, 2010) e, consequentemente, possível fonte para futura recolonização. No caso do presente estudo, a presença de algumas espécies logo após o distúrbio nos permite inferir que, apesar da grande magnitude do mesmo, ainda havia manchas remanescentes de hábitat que puderam ser usadas como refúgio face à enchente relâmpago.

Distúrbios como o aqui relatado geralmente levam à movimentação do substrato, de modo a afetar a comunidade de macroinvertebrados bentônicos (Townsend, 1997; Vinson & Hawkins, 1998; Bispo et al., 2006; Effenberger et al., 2006; Carvalho et al., 2008; Effenberger et al., 2008), matando ou movendo a biota aquática (Lake, 2000); no presente estudo, isso resultou na grande diminuição tanto da riqueza (de 66 para 28 táxons) quanto da abundância (de 2.128 para 352 indivíduos) observadas para a comunidade de macroinvertebrados amostrada no presente estudo nas diferentes fases. Além disso, a principal mancha de hábitat ocupada pelos invertebrados no período pré-distúrbio consistia nos bancos de macrófitas e estes produtores também foram bastante afetados pela enchente.

No que diz respeito às macrófitas, o grau de tolerância das espécies a extremos hidrológicos determina a estrutura das comunidades (Van Geest et al., 2005) e a recorrência de eventos como enchentes pode levar a um decréscimo de sua resistência (Rolon et al., 2010), devido à remoção sequencial de propágulos, dificultando seu restabelecimento. Por outro lado, eventos únicos e de grande magnitude podem ocasionar mudanças profundas no ambiente, levando a grandes perdas de produtores conforme observado no presente estudo, tanto em termos de riqueza (de 13 gêneros para 2) como de abundância (redução em 96% da porcentagem de substrato ocupada por produtores). Nesses casos, o retorno da comunidade à situação anterior pode ser bastante demorado (anos) ou mesmo nunca ocorrer, com restabelecimento de produtores a um estado alternativo, dado que algumas espécies previamente amostradas podem não conseguir se restabelecer novamente (Seabloom et al., 2001); apesar disso, ainda foi possível observar o retorno gradual dos produtores no período pós-distúrbio II, concomitante com o retorno da riqueza e abundância dos invertebrados e, em menor escala, peixes.

Após o distúrbio, as espécies de peixes mais afetadas foram as de coluna d'água; a maioria das espécies nectônicas tem hábito alimentar insetívoro/onívoro e muitas vezes se encontra associada a macrófitas devido à maior disponibilidade de micro-habitats para forrageio e recursos alimentares nesses locais (Casatti et al., 2003; Montaña et al., 2008; Pelicice et al., 2008; Padial et al., 2009; Rolla et al., 2009; Argentina et al., 2010; Ceveviva-Bastos et al., 2010). A redução da riqueza e abundância dessas espécies, por sua vez, pode ter ocasionado uma menor disponibilidade de recursos alimentares para espécies piscívoras (como *Salminus hilarii* e *Hoplias malabaricus*), que não foram mais amostradas nas fases pós-distúrbio. Em contrapartida, *Hypostomus ancistroides* teve sua abundância aumentada no período pós-distúrbio, provavelmente devido ao hábito detritívoro somado ao formato do corpo capaz de suportar elevada correnteza (Gatz, 1979; Webb, 1989) tornando-se a espécie predominante nesse período. Assim, foi possível observar que tanto a comunidade de produtores como a de invertebrados e de peixes foi afetada pelo distúrbio, conforme evidenciado pelas curvas de abundância de espécies. Ao comparar estes resultados com os encontrados em outros estudos acima mencionados (p. ex. Lake, 2000; Effenberger et al., 2006; Carvalho et al., 2008; Effenberger et al., 2008), nota-se que o impacto do distúrbio aqui ocorrido foi bastante drástico, provavelmente porque não houve apenas movimentação do substrato do Córrego do Bagaço, mas sim remoção do mesmo na maior parte da extensão do trecho.

Com a drástica redução na abundância de produtores, invertebrados e peixes após o distúrbio, certamente houve alteração no conjunto de recursos alimentares. Os diagramas das tramas alimentares montadas para cada etapa ilustram bem as modificações na estrutura trófica da comunidade como um todo, dada a grande complexidade de espécies tróficas e suas interações no período PRED, acentuada simplificação do diagrama no período POSD I e posterior aumento da complexidade no período POSD II. Conforme seria esperado, quando calculadas as propriedades das tramas observou-se uma significativa redução nos valores da grande maioria dos parâmetros no período POSD I - com destaque para o número de espécies tróficas, número de elos, densidade de elos, número de espécies basais, intermediárias e de topo e número de presas e predadores - e subsequente aumento dos mesmos no POSD II, assim como observado para a riqueza e abundância de produtores e consumidores. Embora também tenham diminuído no POSD I, a conectância e a razão preza/predador foram os dois únicos parâmetros que, apesar de terem sofrido variações mais sutis, mantiveram seus valores ao longo do tempo.

A conectância, dada pelo número de interações tróficas realizadas pelo número de possíveis interações, permanece como um dos parâmetros mais controversos da literatura, visto que varia conforme o número de espécies tróficas e o número de elos - que nem sempre respondem da mesma forma; teoricamente, apresenta uma relação de decréscimo com o aumento do número de espécies tróficas conforme constatado por alguns autores (Rejmánek & Sary, 1979; Shmid-Araya et al., 2002), mas estudos empíricos mostram que esta relação pode apresentar os mais diversos resultados (Pimm et al., 1991), podendo mesmo serem consideradas variáveis independentes (Warren, 1989; Dunne et al., 2002), de modo que nem mesmo os estudos em que altos valores foram registrados para esta propriedade (Thompson & Townsend, 2005) concordam em termos dos motivos que a explicam. Para as tramas do Córrego do Bagaço, a conectância praticamente não sofreu variação entre períodos, assim como observado por Townsend et al. (1998), em que os distúrbios não apresentaram efeitos significativos neste parâmetro. Com relação à razão presa/predador, esta tem sido historicamente considerada constante (Cohen, 1977), e tal constância é inferida devido à aparente relação monotônica entre o número de predadores e o número de presas, de modo que em uma trama com mais predadores provavelmente haverá mais presas (Hall & Raffaelli, 1993), conforme observado no presente estudo.

O comprimento mínimo da cadeia, por sua vez, foi o único parâmetro que permaneceu inalterado em todas as ocasiões. Este último resultado evidencia a elevada onivoria (definida como a alimentação em mais de um nível trófico da cadeia, Pimm et al., 1991) observada em todas as amostras, dado que os predadores de topo alimentaram-se também na base da cadeia alimentar. A onivoria pode ser considerada um fator que confere maior estabilidade às tramas (Fagan, 1997); visto que cada nível trófico está relacionado aos níveis superiores e inferiores ao mesmo (Brett & Goldman, 1996), a exploração de recursos presentes não apenas no nível subjacente poderia reduzir, portanto, as chances de ocorrência de uma cascata trófica (Bascompte et al., 2005). Apesar de ainda ser motivo de debate na literatura (Polis & Strong, 1996), alguns autores sugerem que a onivoria prevalece quanto maior a cadeia (Hall & Raffaelli, 1991; Thompson et al., 2007), de modo a aumentar a estabilidade do sistema. No período anterior ao distúrbio, tanto a elevada onivoria como o elevado tamanho da cadeia (dado no presente estudo pelo comprimento máximo da cadeia) implicariam na elevada estabilidade.

Pimm (1982), entre outros autores, aponta duas hipóteses relativas ao controle do comprimento das cadeias alimentares; de acordo com a "hipótese de disponibilidade de recursos", ambientes de

elevada produtividade são capazes de sustentar cadeias longas, como parece ser o caso do Córrego do Bagaço; apesar de medidas de produtividade primária não terem sido tomadas, pode ser possível inferir acerca da mesma pela grande extensão de substrato coberto por produtores e algas a eles aderidas. Nesse contexto, a remoção de 96% dos produtores provocada pelo distúrbio poderia levar a uma grande redução da produtividade a qual, portanto, não suportaria uma cadeia mais longa, conforme observado no período POSD I; por fim, com o retorno gradual dos produtores haveria um aumento do tamanho da cadeia, conforme observado no período POSD II. Outra hipótese seria a “hipótese da estabilidade dinâmica” (ou do distúrbio), a qual sugere que em ambientes mais variáveis as cadeias são mais curtas, enquanto cadeias mais longas são mais vulneráveis e demoram mais tempo para se recuperar após um distúrbio. Conforme mencionado, a recuperação do Córrego do Bagaço foi mais lenta do que o registrado na maioria dos estudos, o que poderia ser explicado no contexto dessa segunda hipótese. Assim sendo, pode-se supor que a cadeia do Córrego do Bagaço seria uma cadeia longa em função da elevada produtividade, embora em um ambiente que poderia ser considerado instável em decorrência dos diversos impactos antrópicos que lá atuam (como remoção da mata ripária, assoreamentos, uso da terra para pastagens e culturas) e que provavelmente contribuíram para a magnitude do distúrbio causado pela enchente, resultando na lenta recuperação observada.

Esta lenta recuperação pode ser interpretada como uma consequência do efeito direto imediato e negativo (cf. Effenberger et al., 2008) do distúrbio nas comunidades, devido à perda de espécies e redução abrupta das abundâncias das poucas espécies remanescentes conforme fora observado; esses declínios no tamanho da comunidade podem levar, a um aumento da importância do processo de deriva, visto que a comunidade tem um número finito de indivíduos os quais têm inerentemente e estão submetidos a processos estocásticos (Vellend, 2010). Por outro lado, efeitos indiretos, em longo prazo, dos distúrbios (cf. Effenberger et al., 2008) podem ser tanto positivos como negativos, dependendo das mudanças no hábitat e disponibilidade de recursos; no caso de Seabloom et al. (2001), por exemplo, o efeito indireto observado foi negativo devido à perda definitiva de riqueza. No entanto, quando positivo, pode levar a um incremento da riqueza em decorrência da redução da abundância de espécies dominantes “competitivamente superiores”, de acordo com o modelo de equilíbrio dinâmico proposto por Houston (1979) e, se considerarmos o contexto de manchas, de acordo com o conceito clássico de dinâmica de manchas proposto por Hutchinson (1953, *apud* Winemiller et al., 2010). No presente estudo

foi observada uma diminuição na abundância de algumas espécies dominantes no período pré-distúrbio, como *Simulium*, por exemplo, e posterior aumento na abundância de algumas outras espécies que haviam sido previamente registradas.

Apesar de esse resultado representar uma tendência à aplicabilidade do modelo de equilíbrio dinâmico, que é tido como mais preditivo do que o do distúrbio intermediário (*sensu* Connell, 1978) (Resh et al., 1988; Reice et al., 1990; McCabe & Gotelli, 2000), acreditamos que a competição por recursos, especialmente alimentares, não ocorre no riacho estudado, visto que a maioria das espécies alimentou-se de matéria orgânica (FPOM), um recurso que raramente seria escasso em riachos neotropicais. Até o presente momento, foi possível observar apenas o efeito direto do distúrbio e tendência ao retorno, tanto da riqueza e abundância como das propriedades das tramas, às condições anteriores.

Apesar da dinâmica de recuperação do sistema (dada pela resiliência) ter sido constatada, sua velocidade mostrou-se bastante lenta em relação a outros estudos (p. ex. Townsend et al., 1998; McCabe & Gotelli, 2000; Effenberger et al., 2006; Thompson & Lake, 2010). Tal resultado pode ser atribuído, primeiramente, à grande intensidade do distúrbio que, de acordo com McCabe & Gotelli (2000), leva à remoção de mais indivíduos, espécies e recursos necessários para a recolonização. Apesar de não termos registros exatos da magnitude da enchente no momento em que ocorreu, foi possível observar seu grande dano não apenas no riacho estudado, mas também na região de entorno, com alagamento de uma grande área adjacente ao riacho, desmoronamento do barranco, destruição de cercas, pontes e até mesmo partes de estradas que passavam sobre o mesmo, algo nunca constatado até então pelos moradores locais. O lento processo de recolonização também pode ser atribuído à grande extensão (longitudinal) da área afetada pelo distúrbio que, de acordo com McCabe & Gotelli (2000), também leva à remoção de mais indivíduos reduzindo o *pool* local de colonizadores em potencial. De fato, a enchente ocorreu por grande parte da extensão do riacho, o qual não tem nenhum afluente à montante e nenhum outro próximo à jusante, dificultado a vinda de colonizadores a partir de locais mais distantes.

Assim, a perturbação registrada no Córrego do Bagaço pode ser considerada um distúrbio verdadeiro (*sensu* Reice et al., 1990), imprevisível e de grande magnitude e extensão. Seu efeito ocasionou a remoção do substrato, que afetou em grande escala as comunidades de produtores e,

consequentemente, invertebrados e até mesmo peixes. Apesar de ter sido um evento de curta duração, as alterações antrópicas já pré-existentes no local (como ausência de mata ripária, assoreamento e instabilidade do barranco), decorrentes do uso do solo para pastagens e trânsito de gado, agiram como “facilitadores” (*sensu* Begon et al., 2007) para o distúrbio, alterando o ambiente de tal forma que uma enchente que talvez não tivesse tamanho impacto sobre a biota, o teve, ressaltando a importância da conservação desses ambientes.

Referências bibliográficas

- Allan, J. D. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman & Hall, London, UK, 436p.
- Argentina, J. E., Freeman, M. C. & B. J. Freeman. 2010. The response of stream fish to local and reach-scale variation in the occurrence of a benthic aquatic macrophyte. *Freshwater Biology*, 55(3): 643–653.
- Bascompte, J., Melián, C. J. & E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 5443-5447.
- Begon, M., Townsend, C. R. & J. L. Harper. 2007. Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. Artmed, São Paulo, 740p.
- Belsky, A. J., Matzke, A. & S. Uselman. 1999. Survey of livestock influences on stream and riparian ecosystems in the western United States. *Journal of Soil and Water Conservation*, 54: 419-431.
- Bispo, P. C., Oliveira, L. G., Bini, L. M. & K. G. Souza. 2006. Ephemeroptera, plecoptera and trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2): 611-622.
- Benda, L. N., Poff, L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G. & M. Pollock. 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine habitats. *BioScience*, 54(5): 413-427.
- Brett, M. T. & C. R. Goldman. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93: 7723-7726.
- Brower, J. E. & J. H. Zar. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. W.C. Brown Publishers, Boston, 226p.

- Carvalho, E. M., Uieda, V. S. & R. L. Motta. 2008. Colonization of rocky and leaf pack substrates by benthic macroinvertebrates in a stream in Southeast Brazil. *Bioikos*, 22(1): 37-44.
- Casatti, L., Mendes, H. F. & K. M. Ferreira. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema river, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(2): 213-222.
- Casatti, L., Langeani, F., Silva, A. M. & R. M. C. Castro. 2006. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 681-696.
- Casatti, L., C. P. Ferreira & F. R. Carvalho. 2009. Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and guppies dominance: an assessment on two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia*, 632(1): 273-283.
- Cellot, B., Mouillot, F. & C. P. Henry. 1998. Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland. *Journal of Vegetation Science*, 9: 631-640.
- Ceneviva-Bastos, M. & L. Casatti. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 97(1): 7-15.
- Ceneviva-Bastos, M., Casatti, L. & D. C. Rossa-Feres. 2010. Meso and microhabitat analysis and feeding habits of small nektonic characins (Teleostei: Characiformes) in Neotropical streams. *Zoologia*, 27(2): 191-200.
- Closs, G. P. & P. S. Lake. 1994. Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs*, 64(1): 1-21.
- Cohen, J. E. 1977. Ratio of prey to predators in community food webs. *Nature*, 270: 165-166.
- Cohen, J. E., Briand, F. & C. M. Newman. 1990. Community food webs. Springer-Verlag, Berlin, 308p.
- Cohen, J. E., R. A. Beaver, S. H. Cousins, D. L. DeAngelis, L. Goldwasser, K. L. Heong, R. D. Holt, A. J. Kohn, J. H. Lawton, N. Martinez, R. O'Malley, L. M. Page, B. C. Patten, S. L. Pimm, G. A. Polis, M. Rejmánek, T. W. Schoener, K. Schoenly, W. G. Sprules, J. M. Teal, R. E. Ulanowicz, P. H. Warren, H. M. Wilbur & P. Yodzis. 1993. Improving food webs. *Ecology*, 74(1): 252-258.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1309.

- Detenbeck, N. E., Devore, P. W., Niemi, G. J. & A. Lima. 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory. *Environmental Management*, 16: 33-53.
- Dodds, W. K. 2002. *Freshwater ecology: concepts and environmental applications*. Academic Press, San Diego, 569p.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & N. D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- Effenberger, M., Sailer, G., Townsend, C. R. & C. D. Matthaei. 2006. Local disturbance history and habitat parameters influence the microdistribution of stream invertebrates. *Freshwater Biology*, 51: 312-332.
- Effenberger, M., Engel, J., Diehl, S. & C. D. Matthaei. 2008. Disturbance history influences the distribution of stream invertebrates by altering microhabitat parameters: a field experiment. *Freshwater Biology*, 53: 996-1011.
- Fagan, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist*, 150(5): 554-567.
- Ferreira, C. P. & L. Casatti. 2006. Influência da estrutura do hábitat sobre a ictiofauna de um riacho em uma micro-bacia de pastagem, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 32: 642-651.
- Fisher, S. G., Gray, L. J., Grimm, N. B. & D. E. Busch. 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecological Monographs*, 52(1): 93-110.
- Gatz, A. J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21: 91-124.
- Gregory, K. J. 1992. Vegetation and river channel process interactions. Pp. 255-269 *in* Boon, P. J., Calow, P. & G. E. Petts (Eds.). *River Conservation and Management*. John Wiley & Sons Ltd., 470p.
- Grimm, N. B. & S. G. Fisher. 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbances by flash floods in a desert stream. *Journal of North American Benthological Society*, 8(4): 293-307.
- Hall, S. J. & D. G. Raffaelli. 1991. Food-web patterns: lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*, 60: 823-842.
- Hall, S. J. & D. G. Raffaelli. 1993. Food webs: theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24: 187-239.

- Hammer, O.; Harper, D. A. T. & P. D. Rian. 2001. Past: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. Version. 1.37.
- Harding, J. S. 2003. Historical deforestation and the fate of endemic invertebrate species in streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37: 333-345.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113: 81-101.
- Kelly, J. R. & M. A. Harwell. 1990. Indicators of ecosystem recovery. *Environmental Management*, 14: 527-545.
- Lake, P. S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of North American Benthological Society*, 19(4): 573-592.
- Lonzarich, D. G., Warren, M. L. Jr. & M. R. Elger-Lonzarich. 1998. Effects of habitat isolation on the recovery of fish assemblages in experimentally defaunated stream pools in Arkansas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 2141-2149.
- Lytle, D. A. 2000. Biotic and abiotic effects of flash flooding in a montane desert stream. *Archives of Hydrobiology*, 150(1): 85-100.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, Blackwell Science, 256p.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61(4): 367-392.
- Matthews, W. J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman & Hall, New York, 756p.
- McAleece, N., Lamshead, P. J. D., Paterson, G. L. J. & J. G. Gage. 1997. *Biodiversity professional. Beta-Version*. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Sciences, London.
- McCabe, D. J. & N. J. Gotelli. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream invertebrates. *Oecologia*, 124: 270-279.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I. & E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10: 995-1015.

- Meyer, J. L. 1997. Stream health: incorporating the human dimension to advance stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 439-447.
- Michener, W. R. & R. A. Haeuber. 1998. Flooding: natural and managed disturbances. *BioScience*, 49: 677-680.
- Montaña, C. G., Layman, C. A. & D. C. Taphorn. 2008. Comparison of fish assemblages in two littoral habitats in a Neotropical morichal stream in Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 6(4): 577-582.
- Nakano, S. & M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *PNAS*, 98(1): 166-170.
- Necchi, O. 2004. Amostragem de macroalgas bentônicas. Pp. 167-175 *in* Bicudo, C. E. M. & D. C. Bicudo (Eds.). *Amostragem em limnologia*. RiMa, São Carlos. 351p.
- Padial, A. A., Carvalho, P., Thomaz, S. M., Boschilia, S. M., Rodrigues, R. B. & J. T. Kobayashi. 2009. The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 71(4): 389-398.
- Pellicce, F. M., Thomaz, S. M. & A. A. Agostinho. 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology*, 6(4): 543-550.
- Peterson, J. T. & P. B. Bayley. 1993. Colonization rates of fishes in experimentally defaunated warm water streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 122: 199-207.
- Pickett, S. T. A. & P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, 472 p.
- Pimm, S. L. 1982. *Food webs*. Chapman & Hall, London.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. & J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Poff, N. L., Allan, J. D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegard, K. L., Richter, B. D., Sparks, R. E. & J. C. Stromberg. 1997. The Natural Flow Regime (a paradigm for river conservation and restoration). *BioScience*, 47(11): 769-784.
- Polis, G. A. & D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147: 813-846.

- Pringle, C. M., Naiman, R. J., Bretschko, G., Karr, J. R., Oswood, M. W., Webster, J. R., Welcomme, R. L., & M. J. Winterbourn. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, 7: 503-524.
- Pusey, B. J. & A. H. Arthington. 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54:1-16.
- Raffaelli, D. 2005. Tracing perturbation effects in food webs: the potential and limitation of experimental approaches. Pp. 348-353 *in* De Ruiter, P. C. Wolters, V. & J. C. Moore. *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Academic Press, Boston, 590p.
- Reice, S. R., Wissmar, R. C. & R. J. Naiman. 1990. Disturbance regimes, resilience, and recovery of animal communities and habitats in lotic ecosystems. *Environmental Management*, 14: 647-660.
- Rejmánek, M. & P. Starý. 1979. Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. *Nature*, 280: 311–313.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B. & R. Wissmar. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7:433-455.
- Rolla, A. P. P. R., Esteves, K. E. & A. O. Ávila-Da-Silva. 2009. Feeding ecology of a stream fish assemblage in an Atlantic Forest remnant (Serra do Japi, SP, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 7: 65-76.
- Rolon, A. S., Homem, H. F. & L. Maltchik. 2010. Aquatic macrophytes in natural and managed wetlands of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2): 133-146.
- Seabloom, E. W., Moloney, K. A. & G. A. Van der Valk. 2001. Constraints on the establishment of plants along a fluctuating water-depth gradient. *Ecology*, 82(8): 2216-2232.
- Schmid-Araya, J. M., Schmid, P. E., Robertson, A., Winterbottom, J., Gjerlov, C. & A. G. Hildrew. 2002. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1056-1062.
- Silveira, M. P., Buss, D. F., Nessimian, J. L. & D. F. Baptista. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2): 623-632.

- Stanley, E. H., Powers, S. M. & N. R. Lottig. 2010. The evolving legacy of disturbance in stream ecology: concepts, contributions, and coming challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1): 67-83
- Sweeney, B. W., Bott, T. L., Jackson, J. K., Kaplan, L. A., Newbold, J. D., Standley, L. J., Hession, W. C. & R. J. Horwitz. 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *PNAS*, 101(39): 14132-14137.
- Thompson, R. M. & P. S. Lake. 2010. Reconciling theory and practise: the role of stream ecology. *River Research and Applications*, 26: 5-14.
- Thompson, R. M. & C. R. Townsend. 2005. Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*, 108: 137-148.
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M. & J. B. Shurin. 2007. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology*, 88(3): 612–616.
- Townsend, C. R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 36-50.
- Townsend, C. R., Scarsbrook, M. R. & S. Dolédec. 1997. Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(3): 531-544.
- Townsend, C. R., Thompson, R. M., McIntosh, A. R., Kilroy, C., Edwards, E. D. & M. R. Scarsbrook. 1998. Disturbance, resource supply and food-web architecture in streams. *Ecology Letters*, 1: 200-209.
- Van Geest, G. J., Wolters, H., Roozen, F. C. J. M., Coops, H., Roijackers, R. M. M., Buijse, A. D. & M. Scheffer. 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, 539: 239-248.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2): 183-203.
- Vinson, M. R. & C. P. Hawkins. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual Review of Entomology*, 43: 271-293.
- Walters, A. W. & D. M. Post. 2008. An experimental disturbance alters fish size structure but not food chain length in streams. *Ecology*, 89: 3261-3267.

- Warren, P. H. 1989. Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. *Oikos*, 55: 299-311.
- Webb, P. W. 1989. Station-holding by three species of benthic fishes. *Journal of Experimental Biology*, 145: 303-320.
- Winemiller, K. O., Flecker, A. S. & D. J. Hoeinghaus. 2010. Perspectives: Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1): 000-000.
- Winemiller, K. O., Montoya, J. V., Roelke, D. L., Layman, C. A. & J. B. Cotner. 2006. Seasonally varying impact of detritivorous fishes on the benthic ecology of a tropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1): 250-262.
- Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53: 267-296.
- Winemiller, K. O. & G. A. Polis. 1996. Food webs: what they can tell us about the world? Pp. 1-22 *in* Polis, G. A. & K. O. Winemiller (Eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Kluwer Academic Publishers, London, 472p.
- Woodward, G. & A. G. Hildrew. 2002. Food web structure in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47: 777-798.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 443-466.
- Wootton, J. T., Parker, M. S. & M. E. Power. 1996. Effects of disturbance on river food webs. *Science*, 273: 1558-1561.
- Yount, J. D. & G. J. Niemi. 1990. Recovery of lotic communities and ecosystems from disturbance – a narrative review of case studies. *Environmental Management*, 14(5): 547-569.

Considerações finais

No presente estudo, buscamos compreender como a estrutura das tramas alimentares responde a diferentes fatores ambientais em ecossistemas de riachos. Os fatores avaliados foram sazonalidade (capítulo I), sombreamento (capítulo II) e um distúrbio natural (capítulo III), cada qual abordado em um capítulo da tese.

Ao considerarmos cada uma dessas abordagens separadamente, foi possível observar, no capítulo I, que os atributos das comunidades dos dois riachos de mata amostrados variaram sazonalmente de modo distinto em cada local, e tal resultado foi atribuído às suas particularidades fisionômicas: um era predominantemente arenoso e outro predominantemente rochoso. Apesar dessas diferenças entre os riachos, as propriedades das tramas alimentares de ambos responderam de forma semelhante às flutuações sazonais, mas a pequena magnitude das variações das propriedades não é capaz de sustentar a hipótese de que a sazonalidade de fato influencia a estrutura das tramas alimentares. Assim, foi possível concluir que, embora a estrutura das comunidades de riachos preservados sofra alguma variação sazonal, as relações tróficas parecem se comportar de modo mais estável.

No segundo capítulo, procuramos entender o efeito do sombreamento na estrutura das tramas alimentares de um riacho de pastagem através da montagem de um experimento; foi possível observar, no entanto, graças à presença do trecho controle, dois efeitos: o efeito do assoreamento, que resultou em decréscimos nos valores de riqueza, abundância e propriedades das tramas alimentares em ambos os trechos (controle e tratamento) no período após o experimento, e o efeito do sombreamento, que resultou no decréscimo muito mais acentuado desses fatores no trecho tratamento. Assim, foi possível concluir que a cobertura de fato afetou a estrutura da comunidade e das tramas alimentares estudadas, mas os efeitos do assoreamento explicaram a maior parte das mudanças observadas.

No terceiro capítulo, avaliamos o efeito de uma enchente relâmpago na estrutura das tramas alimentares; foi possível notar uma recuperação gradual tanto das comunidades como das propriedades das tramas após o distúrbio, com elevados valores no período anterior ao mesmo, valores muito reduzidos logo após o distúrbio (cujo efeito ocasionou a remoção do substrato, que afetou em grande escala as comunidades de produtores, invertebrados e peixes) e valores intermediários no segundo

período amostral após o distúrbio, indicando tendência ao retorno aos valores iniciais. Apesar disso, o tempo de recomposição da biota e das relações alimentares foi muito mais lento do que normalmente é reportado, indicando que a alteração antrópica pré-existente no local pode ter agido como “facilitador” para o distúrbio no sentido de aumentar seu impacto.

Por fim, ao considerarmos estes três aspectos das tramas conjuntamente e tendo em vista a limitação temporal do presente estudo, foi possível notar, de modo geral, uma maior complexidade de interações e maiores riqueza e abundância nos riachos de pastagem, quando comparados aos de mata, associadas à presença de novos micro-habitats (p. ex., macrófitas enraizadas e marginais). No entanto, independentemente de sua maior ou menor complexidade em cada local, as menores variações na topologia e propriedades das tramas ocorreram nos riachos inseridos no fragmento florestal estudado, indicando maior estabilidade das tramas em riachos florestados. Mesmo desprezando o efeito do sombreamento, é presumível supor que as tramas dos riachos de pastagem demonstrem maior suscetibilidade a distúrbios e, conseqüentemente, maior instabilidade. Estes resultados indicam que a presença de mata ripária atua como um *buffer* com relação a vários fatores ambientais e é isso que, em riachos, parece contribuir para a estabilidade ou não das tramas alimentares, ao contrário do tamanho da cadeia, número de interações, etc..., conforme discutido anteriormente.